

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LE CLIMAT AGIT SUR LA VARIATION INTRASPÉCIFIQUE DE TRAITS
D'EFFET INTERRELIÉS CHEZ UNE ESPÈCE DE COPÉPODE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

CRISTINA CHARETTE

MAI 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier ma directrice, la professeure Alison Derry, pour son encadrement, son soutien et pour sa disponibilité tout au long de cette maîtrise. Grâce à sa vitalité d'esprit, son énergie, sa force de caractère ainsi que sa créativité, elle a su me diriger avec brio tout en me permettant de me dépasser. Plus particulièrement, merci de m'avoir fait confiance dès mes premiers pas dans le laboratoire et de m'avoir offert ce projet des plus motivants.

Par la suite, je tiens à remercier mon collègue Jorge Negrin Dastis. Merci pour ton aide et ta compagnie pendant les trois mois que nous avons passés à Terre-Neuve pour ce projet. En travaillant fort et en apprenant à nous connaître, nous avons passé un bel été dans cette merveilleuse province et ce fût une expérience que je n'oublierais pas d'ici peu.

Aussi, je voudrais spécialement remercier ma collègue et amie Marilyne Robidoux qui, à mes débuts dans le laboratoire comme assistante de terrain, a été pour moi un modèle des plus exemplaires. Merci pour ton aide, ton soutien incroyable à toute heure et à toute journée, tes précieux conseils et pour ton amitié que j'apprécie énormément.

Je tiens à remercier tous mes collègues du laboratoire Derry ainsi que ceux du GRIL-UQAM autant pour les belles discussions autour d'un café que pour l'aide apportée lorsque j'en avais besoin. Un merci particulier à Katerine Velghe pour son aide précieuse au laboratoire, son expertise en phytoplancton ainsi que pour ses conseils les plus appréciés. Merci aussi à Nicolas Fortin St-Gelais qui a su répondre à mes nombreuses questions à propos des SEM. Je tiens à remercier particulièrement Matthew Yates et Dylan Fraser de l'université Concordia d'avoir partagé avec notre

laboratoire de l'information importante quant à l'aire d'étude. De plus, j'aimerais remercier Heather Mariash et Pierre Carrier-Corbeil de l'Université du Québec à Chicoutimi de nous avoir partagé leur savoir par rapport à l'analyse des acides gras. Merci aussi au stagiaire d'été, Gabril Zacro pour son aide en laboratoire.

J'aimerais aussi souligner la précieuse collaboration avec la Mistaken Point Ecological Reserve et son manager Tony Power. Ils nous ont permis de procéder facilement à notre échantillonnage. Merci aussi à tous les habitants de Portugal Cove South qui nous ont chaleureusement accueillis dans leur coin de pays.

Finalement, je remercie mes amies, spécialement Claudie-Ann Michaud Tremblay et Alexandra Leclerc qui sont pour moi des alliées et des complices incroyables et qui m'ont soutenue tout le long de mon parcours académique et personnel. Merci d'avoir été présentes pour moi autant pour d'agréables sorties que pour de longs appels téléphoniques lorsque j'étais sur le terrain. Je tiens aussi à remercier du fond du cœur ma famille à qui je dois une énorme partie de cet accomplissement. Particulièrement, merci à Christian, Lise, Émilie, Rachel ainsi que Gisèle qui m'ont tous épaulés durant cette aventure et qui m'ont toujours encouragés à me dépasser et à ne jamais baisser les bras dans les moments les plus difficiles. Enfin, je tiens aussi à remercier particulièrement Patrick. Merci d'avoir été présent pour moi et d'avoir rendu cette expérience encore plus inoubliable.

DÉDICACE

À la mémoire de Pierre Robin, un homme d'un
savoir incroyable et d'une grande vitalité
d'esprit qui m'a inspirée à ne jamais baisser les
bras dans l'adversité

1936-2005

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DE SYMBOLES ET D'UNITÉS.....	x
RÉSUMÉ.....	xi
INTRODUCTION.....	1
0.1 Variation intraspécifique de trait (VIT).....	2
0.2 Les changements climatiques et les écosystèmes d'eau douce à faible profondeur.....	4
0.3 Zooplancton et la variation intraspécifique de trait.....	6
0.4 La taille corporelle.....	7
0.4.1 Température.....	9
0.4.2 Carbone organique dissous.....	12
0.5 Les acides gras polyinsaturés (PUFA).....	15
0.5.1 Température.....	18
0.5.2 Carbone organique dissous.....	19
0.6 Fécondité.....	20
0.6.1 Température.....	21
0.6.2 Carbone organique dissous.....	22
CHAPITRE I	
CLIMATE ACTS ON INTRASPECIFIC VARIATION IN INTER-RELATED EFFECT TRATS IN COPEPODS	
1.1 Abstract.....	26

1.2	Introduction.....	27
1.3	Methods	30
1.3.1	Statistical analyses.....	32
1.4	Results.....	34
1.5	Discussion.....	41
1.5.1	Body size	43
1.5.2	Polyunsaturated fatty acids.....	44
1.5.3	Fecundity	46
1.6	Conclusion	47
1.7	Acknowledgements.....	47
	CONCLUSION.....	48
	APPENDICE A.....	54
	APPENDICE B.....	55
	APPENDICE C.....	56
	APPENDICE D.....	58
	RÉFÉRENCES.....	59

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
<p>1.1 (a) Initial structural equation model of intraspecific variation in <i>Leptodiatomus minutus</i> and best-fit of (b) mean population body size at maturity (μm), (c) % polyunsaturated fatty acids (PUFA), (d) average clutch size (average number of eggs/gravid female per population), and (e) relative population abundance of gravid females (number of gravid females/total number of females per population). Standardized partial regression coefficients are noted first and unstandardized partial regression coefficients are noted second in parentheses. Significance is indicated by asterisks ($P < 0.05$). TA: tannic acid equivalent (mgL^{-1}), Chla: chlorophyll a (μgL^{-1}), BP: bacterial production ($\mu\text{CL}^{-1}\text{day}^{-1}$), Fish: presence or absence of fish, Beetles: relative abundance of predacious beetle (number of individuals/tow).....</p>	36
<p>1.2 Redundancy analysis (RDA) of phytoplankton groups biovolumes with respect to selected environmental explanatory variables: tannic acid equivalent (TA, mgL^{-1}), total phosphorus (TP, μgL^{-1}), specific conductivity (SPC, μScm^{-1}), dissolved organic carbon (DOC, mgL^{-1}), and relative maximum depth (Zmax, m).....</p>	37
<p>1.3 <i>Leptodiatomus minutus</i> (a) individual body size (μm) according to mid-day pond temperature (T) categories (warm: $T \geq 21^\circ\text{C}$, intermediate: $17 \leq T < 21^\circ\text{C}$, cool: $T < 17^\circ\text{C}$), (b) population polyunsaturated fatty acids (PUFA) content (%) according to diatom biovolume categories (high diatom ponds: biovolume $\geq 38 \text{ mg/m}^3$, low diatom ponds: biovolume $< 38 \text{ mg/m}^3$), and (c) individual clutch size (number of eggs/gravid female) according to fish presence/absence categories (Fish or fishless ponds).</p>	38
<p>1.4 Simple linear regressions for the relationships between fecundity, body size, and polyunsaturated fatty acid (PUFA) content: (a) <i>Leptodiatomus minutus</i> mean body size (μm) versus population polyunsaturated fatty acids (PUFA) content (%), (b) <i>L. minutus</i> mean population body size (μm) versus relative population</p>	

	abundance of gravid females (number of gravid females/total number of females per population), (c) <i>L. minutus</i> PUFA content (%) versus relative population abundance of gravid females according to diatom biovolume categories (high diatom ponds: biovolume ≥ 38 mg/m ³ , low diatom ponds: biovolume < 38 mg/m ³), (d) <i>L. minutus</i> individual body size (μm) and individual clutch size (number of eggs/gravid female) across fish (fish and fishless ponds) and temperature (warm: $T \geq 21^\circ\text{C}$, intermediate: $17 \leq T < 21^\circ\text{C}$, cool: $T < 17^\circ\text{C}$) categories, (e) <i>L. minutus</i> PUFA content (%) versus average clutch size (average number of eggs/gravid female per population), and (f) relative population abundance of gravid females versus average clutch size. Dotted lines represent insignificant linear relationship whereas full lines show significant linear relationships ($P \leq 0.05$).	40
1.5	Conceptual summary diagram of how climate-driven temperature and food web effects act on inter-related <i>Leptodiatomus minutus</i> population attributes in body size, polyunsaturated fatty acids (PUFAs), and fecundity. Dotted lines represent insignificant linear relationships, and full lines indicate significant linear inter-relationships between body size, PUFAs, and fecundity ($P \leq 0.05$). Bold lines designate direct and indirect influences of temperature, phytoplankton, and fish on each of these population attributes, and their inter-relationships. Figure numbers are indicated beside each associated relationship.	42
A.1	Sampling location during summer 2013 of the 44 of 103 study ponds at Cape Race, Newfoundland, Canada.	54
D.1	Simple linear regression showing the relationship between the <i>Leptodiatomus minutus</i> population abundance (individual/L) and <i>L. minutus</i> individual body size at maturity (μm).....	56

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1	Water chemistry and temperature characteristics of the 44 study ponds (TP:total phosphorus, DOC: dissolved organic carbon, TA: tannic acid equivalent).....	30
B.1	Abbreviation and strcutre of measured fatty acid group.....	55
C.1	List of phytoplankton species categorized according to major taxon.....	56

LISTE DE SYMBOLES ET D'UNITÉS

BP	Production bactérienne (en $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{jour}^{-1}$)
TA	Équivalent d'acide tannique (en mgL^{-1})
Chl <i>a</i>	Chlorophylle <i>a</i> (en μgL^{-1})
SPC	Conductivité spécifique (en μgL^{-1})
DOC/COD	Carbone organique dissous (en mgL^{-1})
TP	Phosphore total (en mgL^{-1})
VIT/ITV	Variation intraspécifique de trait
PUFA	Acide gras polyinsaturé (en %)

RÉSUMÉ

Les effets synergiques de traits de population interreliés comme la taille corporelle, les acides gras polyinsaturés (PUFA) et la fécondité peuvent avoir une influence considérable sur le réseau trophique. Les changements climatiques sont reconnus pour causer d'importantes modifications de température et de concentration en carbone dissous (COD) dans les écosystèmes aquatiques. Cependant, il est peu connu comment ces perturbations peuvent modifier les différences intraspécifiques et les interrelations entre ces traits. Les objectifs de cette étude étaient de 1) déterminer les effets directs et indirects des gradients abiotiques sensibles au climat et du réseau trophique sur les différences intraspécifiques de taille corporelle, contenu de PUFA et de fécondité, et 2) tester si les interrelations entre ces traits de population peuvent être modulé par des variables clés reliées au climat. Des analyses de coefficient de direction ainsi que des régressions linéaires simples ont été utilisées pour une espèce de zooplancton prédominant dans une série d'étangs de la région de Cape Race, Terre-Neuve, soit *Leptodiatomus minutus*. Des températures plus chaudes ont eu des effets inattendus sur les différences intraspécifiques de taille corporelle, contenu de PUFA et de fécondité chez l'espèce de copépode et cela dans les étangs démontrant une fluctuation journalière importante de la température de l'air. La température de mi-journée a déterminé la taille corporelle des copépodes et a aussi indirectement favorisé un contenu plus élevé de PUFA par l'entremise de son influence sur la composition de la communauté de phytoplancton. Le nombre d'œufs par femelle féconde était fortement relié à la taille corporelle, mais seulement dans les étangs de température plus élevée où cette relation était accentuée par la présence de *Salvelinus fontinalis*. Cette étude apporte une vision unique de comment les organismes aquatiques peuvent répondre aux changements climatiques dans les petits étendus d'eau à faible profondeur parsemant le paysage.

Mots clés : réseau trophique aquatique, taille corporelle, changements climatiques, carbone organique dissous, acides gras, fécondité, variation intraspécifique de trait, étang, traits interreliés, température, zooplancton.

INTRODUCTION

Au sein des écosystèmes d'eau douce, les changements climatiques sont reconnus pour causer de multiples effets (Adrian et al. 2009), incluant des changements simultanés dans l'environnement abiotique comme une hausse de la température de l'eau, des eaux fortement colorées (Zhang et al. 2010; Larsen et al. 2011), et même une modification des interactions dans le réseau trophique (Shurin et al. 2012; Jeppesen et al. 2014). Ces changements peuvent avoir des conséquences considérables sur l'écologie et l'évolution des écosystèmes (Walther et al. 2002; Parmesan 2006). La variation intraspécifique de trait (VIT) chez les organismes importants dans le réseau trophique comme le zooplancton (Hart et Bychek 2011), joue un rôle considérable dans ce contexte, parce qu'elle représente une unité sur laquelle la sélection peut agir (Schluter 2000). Ainsi, les différences intraspécifiques sont primordiales en écologie (Bolnick et al. 2011; Matthews et al. 2011; Schoener 2011). La taille corporelle, la fécondité (Jansson et al. 2007; Hart et Bychek 2011) et les acides gras polyinsaturés (PUFA) (Arts et al. 2009) sont tous des attributs de grande influence sur les organismes et peuvent avoir des effets en cascades sur les communautés et les écosystèmes (traits d'effet). Cependant, il est peu connu comment les perturbations associées aux changements climatiques peuvent modifier les différences intraspécifiques et les interrelations entre ces traits, et cela particulièrement dans les étangs à faible profondeur, sensibles aux fluctuations atmosphériques de température et au flux de carbone organique dissous (COD) (De Meester et al. 2005). Ainsi, cette étude apporte une vision unique de comment les organismes aquatiques peuvent répondre aux changements climatiques dans les petits étendus d'eau à faible profondeur parsemant le paysage.

0.1 Variation intraspécifique de trait (VIT)

En écologie, il est connu que les variations interspécifiques peuvent avoir des effets importants sur les interactions écologiques et que les espèces clés dans les écosystèmes peuvent influencer les structures de communautés et contrôler les fonctions de ceux-ci (p. ex., Brooks et Dodson 1965; Paine 1966; Carpenter et al. 1987; Jones et al. 1994; Schmitz et Suttle 2001; Whitham et al. 2006). Cependant, ce n'est que récemment que les écologistes ont commencé à s'intéresser aux variations intraspécifiques de trait et à se poser la question de comment celles-ci peuvent affecter les interactions et les processus écologiques (Hughes et al. 2008; Bolnick et al. 2011). Par exemple, l'importance de considérer autant les variations intraspécifiques qu'interspécifiques a beaucoup été étudiée dans le domaine de l'écologie des plantes. Effectivement, celles-ci peuvent varier au sein des espèces en fonction de facteurs génétiques, développementaux et environnementaux (Messier et al. 2010; Jung et al. 2010; Albert et al. 2011). De plus, il existe maintenant plusieurs études démontrant l'importance des VIT pour le maintien des fonctions des écosystèmes. Par exemple, des recherches ont démontré que les variations intraspécifiques de trait peuvent influencer la dynamique de population (Doebeli 1996; Fox et Kendall 2002; Lloyd-Smith et al. 2005; Vindenes et al. 2008), la compétition interspécifique (Vellend 2006; Lankau 2009) et les interactions entre les prédateurs et leurs proies (Okuyama 2008).

Plus particulièrement en écologie aquatique, un nombre important d'études ont été réalisées en abordant différents patrons de la variation phénotypique intraspécifique chez plusieurs espèces de vertébrés, invertébrés et de plantes. Par exemple, une étude

expérimentale et théorique par Sherratt et MacDougal (1994) a montré que les variations naturelles de préférence de proie chez les femelles d'une espèce aquatique de corixidé peuvent avoir des conséquences considérables sur la population de ces macroinvertébrés aquatiques. Par ailleurs, chez d'autres invertébrés, Derry et al. (2013) ont observé des variations considérables de trait en lien avec la concentration en ions chez une espèce d'amphipode. De plus, une étude effectuée par Duffy (2010) a démontré que les variations de migration verticale au sein d'une population de *Daphnia* peuvent influencer la compétition interspécifique et la dynamique de population.

À ce jour, la plupart des études abordant la variation intraspécifique de trait et ses liens avec les différents niveaux trophiques supérieurs se sont concentrés majoritairement sur quatre espèces de poissons. Celles-ci regroupent l'épinoche à trois épines (Schluter et McPhail 1992; Hendry et al. 2009; Harmon et al. 2009; Ingram et al. 2011), le guppy (Reznick et Endler 1982; Bassar et al. 2010; Palkovacs et al. 2011), le gaspareau (Post et al. 2008; Post et Palkovacs 2009; Howeth et al. 2013; Weis et Post 2013) et le corégone (Landry et al. 2007; Lundsgaard-Hansen et al. 2013). Ces études se caractérisent par la présence d'une diversification récente de spéciation et d'adaptation chez chacun de ces poissons. Cependant, seulement les recherches effectuées sur le gaspareau ont pu démontrer des changements adaptatifs à plusieurs niveaux trophiques dans la chaîne alimentaire. En effet, cet écosystème particulier soutient une espèce de poisson démontrant différents phénotypes causés et maintenus par la disposition des barrages présents dans certains lacs. Ces variations intraspécifiques chez le gaspareau ont provoqué des conséquences significatives sur l'évolution de leur proie, soit la *Daphnia sp.* (Walsh et Post 2011). Cette évolution a, par le fait même, induit d'importantes variations dans la biomasse algale et a ultimement affecté l'écosystème en entier. Par contre, les variations intraspécifiques de trait qui ont été observées lors de cette étude représentent seulement des changements au sein de quelques phénotypes

induits par des sélections divergentes plus ou moins récentes. Dans le plutôt récent contexte des changements climatique, il semble important de prendre en considération l'étude des VIT. Effectivement, les variations dans les conditions environnementales des écosystèmes provoquées par les changements dans le climat pourraient produire un vaste spectre de variations phénotypiques chez les organismes causés par d'importantes pressions de sélection (Bell 2010). C'est pour cette raison que la présente étude s'intéresse particulièrement aux VIT dans le contexte des changements climatiques.

0.2 Les changements climatiques et les écosystèmes d'eau douce à faible profondeur

L'ampleur et l'importance des changements climatiques résident dans le fait que des variations climatiques naturelles ont déjà été répertoriées dans le passé, mais jamais comme les amplitudes de température observées depuis les dernières années (IPCC 2015). Effectivement, durant le 20^e siècle, la température globale de surface a augmenté de 0,6 °C. Selon IPCC (2014), si les émanations en dioxyde de carbone ne diminuent pas, dans les 100 prochaines années, la température devrait continuer à augmenter et atteindre des valeurs allant de 1.4 à 5.8 °C au-dessus de la normale.

Les écosystèmes d'eau douce sont particulièrement sensibles à ce facteur de stress considérant leur fragmentation à travers un paysage de grande échelle (Woodward 2010). Effectivement, les impacts du réchauffement climatique peuvent varier au sein de ses milieux aquatiques selon les régions et les latitudes affectant plus fortement les

milieux d'eau douce de plus hautes latitudes (Hassan et al. 2005). Une telle augmentation de la température peut provoquer d'autres effets considérables affectant ces milieux aquatiques comme la diminution de la durée de la couverture de glace en hiver (Manugson et al. 2000) et une modification de la stratification thermique (Schindler et al. 1996). De plus, il est attendu qu'une augmentation des précipitations, causée par les changements dans les patrons de température, amplifie les apports terrestres de carbone organique dissous (COD) dans les écosystèmes aquatiques (Larsen et al. 2011). D'autre part, les concentrations en acide tannique devraient aussi augmenter dans les milieux aquatiques étant donné qu'elles représentent la partie humique et colorée du COD et jouent un rôle aussi important dans le fonctionnement des écosystèmes (Cuthbert et del Giorgio 1992).

Les petites étendues d'eau, comme les étangs, peuvent se parsemer les écosystèmes des prairies, boréaux et arctiques (Tarnocai 2006). Ces étendues d'eau sont particulièrement vulnérables aux changements climatiques. En effet, les étangs pourraient souffrir d'un stress thermique beaucoup plus proéminent, étant donné leur faible taille et profondeur (Poff et al. 2002). Les étangs ne démontrent presque aucune différence entre leur température de surface et celle de la colonne d'eau (Klimaszyk et Kuczynska-Kippen 2006). De cette façon, la variation de la température peut avoir un effet direct sur celle des étangs d'eau douce. Ainsi, la présente étude s'intéresse à ces écosystèmes particuliers, car, sans pour autant brimer la légitimité des recherches associées aux écosystèmes aquatiques à grande échelle comme les lacs, les étangs de faible profondeur sont peu étudiés, et cela, malgré leur vulnérabilité face aux changements climatiques (De Meester et al. 2005). Il semble donc intéressant de se pencher sur les VIT des organismes vivants au sein des étangs, comme le zooplancton, car ceux-ci semblent plus susceptibles à subir d'importantes pressions de sélection causée par des modifications de température ou de COD qui représentent d'importantes

variables reliées aux changements climatiques. Effectivement, le zooplancton est reconnu comme étant un organisme sensible aux changements climatiques tant au niveau des écosystèmes aquatiques (Vadadi-Fülöp et al. 2012) que marins (Richardson 2008). En effet, maintes évidences ont pu être observées montrant des effets significatifs des changements de patrons de climat sur la phénologie, la distribution, l'abondance et même la taille corporelle du zooplancton (Richardson 2008; Vadadi-Fülöp et al. 2012).

0.3 Zooplancton et la variation intraspécifique de trait

Le zooplancton est un groupe d'organismes sensibles aux changements climatiques (Vadadi-Fülöp et al. 2012) et utile dans l'exploration des VIT en lien avec les fluctuations de patron de climat. Effectivement, le zooplancton est un consommateur intermédiaire clé et permet le transfert de l'énergie provenant des organismes de premier niveau, comme les producteurs primaires, aux organismes supérieurs dans le réseau trophique (Thorp et Covich 2010). De cette façon, les variations phénotypiques du zooplancton, causées par la sélection, peuvent provoquer des conséquences potentielles sur les communautés et les écosystèmes. Par exemple, une expérience effectuée par Matthews et al. (2011) indique que des différences morphologiques au sein d'une espèce de zooplancton peuvent avoir des effets contrastants sur les écosystèmes. La présente étude s'intéresse à la variation intraspécifique de trois traits chez le zooplancton qui sont reconnus comme étant important, soit la taille corporelle, la fécondité (Hart et Bychek 2011) et les acides gras polyinsaturés (PUFA) (Arts et al. 2009). Les variations phénotypiques intraspécifiques de ces traits chez le zooplancton peuvent avoir des effets importants sur les communautés de phytoplancton, de

zooplancton et de poissons et même sur les écosystèmes. Par exemple, des changements de taille corporelle et de fécondité chez les communautés et les populations de zooplancton peuvent, entre autres, affecter la transparence de l'eau, les taux de régénération des nutriments et les abondances en poisson (Moore et Folt 1993; Hart et Bycheck 2011). Les PUFA sont importants pour la reproduction du zooplancton et sont transférés par le zooplancton des producteurs primaires vers les consommateurs supérieurs dans le réseau trophique (Arts et al. 2009). Certaines études ont montré que la taille corporelle, la fécondité et les acides gras essentiels de différentes espèces de zooplancton peuvent être soumis à une sélection des gradients environnementaux en lien avec les changements climatiques (Koski and Kuosa 1999; Gutseit et al. 2007; Daufresne et al. 2009; Gardner et al. 2011; Gladyshev et al. 2011; Masclaux et al. 2012; Vadadi-Fülöp et al. 2012; Kelly et al. 2014). Seulement que quelques études se sont penché sur les effets de la température et le COD sur la variation intraspécifique chez une espèce de zooplancton. (taille corporelle : Carter et al. 1983; Yan et al. 2008; Robidoux et al. 2015, PUFA : Sekino et al. 1997; Zarubin et al. 2014). Cependant, aucune étude ne s'est penchée simultanément sur les effets de la température, du COD et sur les effets du réseau trophique sur la variation intraspécifique de la taille corporelle, les PUFA et de la fécondité, ni sur comment ces facteurs abiotiques peuvent moduler la relation entre la fécondité et la taille corporelle et les PUFA.

0.4 La taille corporelle

La taille corporelle à maturité est une caractéristique biologique importante à prendre en compte dans l'étude des variations intraspécifique de trait, car elle peut influencer et contrôler certains processus fondamentaux comme le taux métabolique, le taux de

croissance, le temps à atteindre la maturité et la fécondité (Hart et Bychek 2011). De ce fait, la taille du corps est considérée comme un trait d'histoire de vie affectant la valeur sélective d'un organisme (Hart et Bychek 2011). Ainsi, des changements dans la taille corporelle à maturité peuvent se faire voir dans le réseau trophique à partir de l'individu jusqu'au niveau de l'écosystème (Peters 1983; Savage et al. 2004). Par ailleurs, étant donné que les variations phénotypiques de taille de corps peuvent être observées sous différentes conditions environnementales et différents patrons spatiaux et temporels, ce trait est maintenant considéré comme une propriété émergente en écologie (Hart et Bychek 2011).

Dans la littérature, il n'existe que très peu d'étude se questionnant sur VIT de taille corporelle à maturité chez le zooplancton en lien avec des variables environnementales reliées aux changements climatiques comme la température et le COD et, d'autant moins, celle incluant aussi les effets du réseau trophique. Cependant, les études existantes abordant les variations intraspécifiques démontrent des réponses contradictoires. Par exemple, de fortes températures peuvent sélectionner les petits individus et les petites espèces (Moore et al. 1996; Daufresne et al. 2009) alors que d'importante concentration de COD dans un milieu favorisent de gros zooplanctons (Suhett et al. 2011; Engert et al. 2013; Robidoux et al. 2015). Ces différentes réponses peuvent être causées par le fait que, sans considérer nécessairement les VIT, une forte température ainsi qu'une concentration élevée en COD démontrent différentes conséquences directes sur la taille du zooplancton. De plus, ces variables peuvent agir indirectement, entre autres, sur l'abondance et la qualité de la nourriture (Hart et Bycheck, 2011) et la prédation (Brooks and Dodson, 1965; Hart et Bychek 2011).

0.4.1 Température

Il existe un nombre considérable d'études montrant la réduction de taille corporelle causée par une augmentation de la température chez des espèces de copépodes (Gophen, 1976; Lonsdale et Levinton 1985; Jamieson et Burns 1988; Campbell et al. 2001; Lee et al. 2003; Daufresne et al. 2009) et de cladocères (Moore et Folt 1993; Moore et al. 1996; Mckee et Ebert 1996; Giebelhausen et Lampert 2001; Chen et Folt 2002; Mckee et al. 2002, Van Doorslaer et al. 2010; Havens et al. 2015). Par exemple, une étude faite en laboratoire et en milieu naturel a démontré que la différenciation latitudinale de taille corporelle chez une espèce de copépode marin peut résulter d'une adaptation à la température (Lonsdale et Levinton, 1985). Par ailleurs, Jamieson et Burns (1988) ont observé que sous une importante valeur de température, les copépodes peuvent démontrer des taux de croissance plus rapides entraînant en une taille moyenne de la population plus petite. Dans un même ordre d'idée, Daufresne et al. (2009), en utilisant des données de terrain et en effectuant des expériences en laboratoire, a démontré l'influence négative de la température sur la taille corporelle d'une espèce de copépode et cela au niveau de l'individu et de la communauté. Par contre, quelques études démontrent des conclusions contradictoires concernant l'effet de la température sur la taille de corps du zooplancton. Par exemple, une expérience utilisant des mésocosmes par Sebastian et al. (2012) soutient que la relation positive entre la température et la taille moyenne de corps d'une espèce de *Daphnia*, ne reflétait pas nécessairement une conséquence directe de la température, mais plutôt le résultat d'une asynchronie saisonnière entre le phytoplancton et le zooplancton. D'autre part, Weetman et Atkinson (2004) ont observé une augmentation de la taille à maturité pour deux espèces de *Daphnia* avec la température. Haven et al. (2015), pour sa part, a effectué une comparaison de données de taille corporelle de zooplancton provenant de lacs du Groenland jusqu'aux tropiques. Ils ont observé que la taille corporelle d'espèces

de copépode calanoïde (incluant *Leptodiatomus minutus*) n'était étonnamment pas reliée à la température.

Plusieurs raisons pourraient expliquer ces réponses majoritairement négatives de l'effet de la température sur la taille du zooplancton. Premièrement, des températures plus chaudes pourraient directement hausser de façon disproportionnelle les coûts reliés aux développements et à la respiration vis-à-vis l'alimentation (Strecker et al. 2004; Daufresne et al. 2009). Ainsi, même s'il est reconnu que des températures élevées peuvent influencer positivement le taux d'alimentation de plusieurs zooplanctons filtreurs (Mckee et Ebert 1996), la demande métabolique lui étant associé est souvent exponentielle et peut induire ultimement des effets négatifs sur le taux de croissance et, par le fait même, sur la taille du zooplancton (Moore et Folt 1993; Moore et al. 1996; Gillooly et al. 2001).

Les variations de température peuvent aussi moduler les effets du réseau trophique sur la taille corporelle en affectant, par exemple, l'abondance et la qualité de la nourriture disponible pour le zooplancton, sois principalement le phytoplancton. La littérature reliée à l'effet d'une augmentation de la température sur le phytoplancton semble aussi démontrer des résultats diversifiés. Par exemple, une étude effectuée sur des lacs peu profonds démontre que l'augmentation de la température pourrait encourager l'efflorescence de phytoplancton souvent associée à la présence d'une biomasse élevée en cyanobactéries (Beisner et al. 1997; Jöhnk et al. 2008). Celle-ci pourrait provoquer un effet indirect sur la taille du zooplancton (Grylström et al. 2005). En effet, cette nourriture peut être considérée comme de faible qualité (acide gras essentiel absent) et pouvant provoquer des blocages au niveau des appareils filtreurs (Vadadi-Fülöp et al. 2012). D'autre part, une étude réalisée par Shurin et al. (2012) à l'aide de réservoirs

installés à l'extérieur impliquant une hausse de la température de 3°C a démontré une baisse de la biomasse de phytoplancton sans pour autant modifier celles des bactéries et du zooplancton. Enfin, une étude effectuée par Moss et al. (2003) à l'aide de microcosmes, n'a observé qu'un faible effet d'une augmentation de la température sur la concentration en chlorophylle α . Cependant, ce réchauffement a affecté la composition en espèce de phytoplancton en augmentant le biovolume de cryptophyte, sans pour autant augmenter celui en cyanobactéries. Dans ce cas précis, la température n'a joué aucun rôle sur la prolifération en diatomées (Moss et al. 2003). Donc, il semblerait y avoir une certaine échelle de température où au-delà de ça, le phytoplancton ne favorisera pas sa croissance, car celui-ci pourrait compromettre les coûts respiratoires associés à une température plus élevée (Strecker et al. 2004). De plus, la réponse du phytoplancton face à une augmentation de la température pourrait varier selon les différents degrés de tolérance de température et de compétiteurs chez les espèces présentes dans le milieu (Strecker et al. 2004). Ainsi, l'augmentation de la température peut induire des effets indirects multiples sur la taille corporelle du zooplancton. Par exemple, plusieurs études ont démontré que généralement lorsque'il y a une augmentation de l'abondance en nourriture, le taux de développement, la taille de corps ainsi que la fécondité augmentent (Hart et Bychek 2011).

Par ailleurs, la température peut aussi moduler les effets du réseau trophique sur la taille corporelle en affectant la prédation. Effectivement, la température peut jouer un rôle important quant à la présence ou l'abondance de potentiels prédateurs, comme certaines espèces de poissons et de macroinvertébrés aquatiques (Hart et Bychek 2011). Dans les milieux sans poissons, la présence de prédateurs macroinvertébrés aquatiques (hémiptère, coléoptère) semble être un facteur important pouvant modifier la taille du zooplancton (Mallory et al. 1994). D'un autre côté, lorsque les écosystèmes avec poissons, l'intensité et les tactiques de prédation des poissons peuvent varier selon

les saisons (Hart et Bychek 2011). Les prédateurs peuvent chasser leur proie de façon visuelle ou tactile (Zaret 1980). Ainsi, tout dépendamment du prédateur, une sélection sur les petits zooplanctons ou les plus gros individus peut être observé dans les écosystèmes (Zaret 1980). Par exemple, plusieurs études, dont initialement celle par Brooks et Dodson (1965), ont observé des réductions de la taille moyenne d'espèces de zooplancton en réponse à présence de poissons dans le milieu à l'étude. Ainsi, la température peut moduler les effets du réseau trophique sur la taille du zooplancton par l'entremise des changements de sélection induits par la prédation.

Bref, la variation de la température causée par les changements climatiques peut induire directement des effets considérables sur la taille du zooplancton et peut de même moduler les effets du réseau trophique incluant la quantité et qualité de la nourriture ainsi que la prédation.

0.4.2 Carbone organique dissous

Dans la littérature, l'influence du carbone organique dissous (COD) sur la taille du zooplancton est plutôt contradictoire. En effet, certaines études soutiennent que les environnements ayant une forte concentration en COD favorisent des individus plus imposants alors que d'autres recherches indiquent qu'une concentration élevée en COD n'améliore pas la taille du zooplancton pour autant. Par exemple, Korosi et al. (2008) ont observé que le COD peut agir comme un agent important de sélection sur la taille du zooplancton. Effectivement, dans leur étude, de plus gros cladocères caractérisaient

les lacs à faible concentration de COD. Cependant, une expérience menée par Suhett et al. (2011) a démontré que les substances humiques peuvent améliorer la condition physiologique d'une espèce de cladocère en favorisant des individus plus importants vivant dans de fortes concentrations de COD. Un résultat similaire a pu être observé lors d'une expérience en mésocosme effectué par Robidoux et al. (2015) : les copépodes provenant de lacs à forte teneur en COD étaient plus gros que ceux des lacs à faible concentration de COD. Une autre étude a aussi démontré que les copépodes calanoïdes peuvent augmenter significativement de taille lorsque ceux-ci sont présents dans les lacs riches en COD comparativement à ceux faibles en COD (Carter et al. 1983). Dans un même ordre d'idée, une expérience menée par Engert et al. (2013) a observé que sous différentes températures, l'ajout de substance humique (COD coloré) pouvait faire augmenter la taille corporelle ainsi que la reproduction d'une espèce de cladocère. Bien que ces études ont dénoté des effets significatifs du COD sur la taille du zooplancton, il semble difficile de cerner si ceux-ci en résultent de conséquences directes ou indirectes du COD sur le zooplancton. En effet, le COD peut moduler les effets du réseau trophique sur la taille corporelle en affectant les ressources basales et la prédation (Wissel et al. 2003; Jansson et al. 2007).

Quelques études suggèrent que le COD peut directement agir sur la production zooplanctonique (Salonen et al. 1992; Cole et al. 2006; Van den Meersche 2009). Cependant, le carbone organique dissous est majoritairement reconnu comme étant une source de nourriture de très faible qualité comparée au phytoplancton, étant donné son absence d'acide gras polyinsaturé et de stérol (Gutseit et al. 2007; Brett et al. 2009; Taipale et al. 2014; Galloway et al. 2014). Plusieurs études soutiennent ce fait, comme celle effectuée par Galloway et al. (2014). Effectivement, celui-ci démontre que des espèces de cladocères se nourrissent majoritairement de phytoplancton comparativement à la matière organique, et cela même dans les milieux riches en COD.

Ainsi, les conséquences de variation dans les concentrations de carbone organique dissous sur la taille du zooplancton semblent être reliées plus particulièrement à des effets indirects.

Les concentrations en COD et, par le fait même, en acide tannique peuvent affecter la pénétration de la lumière en modifiant la couleur de l'eau et ainsi peuvent limiter la production primaire (Jansson et al. 2007; Ask et al. 2012) et affecter la qualité de nourriture pour le zooplancton (Brett et Müller-Navarra 1997; Jansson et al. 2000). En effet, une forte concentration en matière organique dissoute dans les milieux aquatiques peut affecter la disponibilité de la lumière pour les organismes (Wissel et al. 2003) et inhiber la photosynthèse du phytoplancton (Rasmussen et Kalff 1987). Ainsi, la production primaire, en étant limitée, peut ultimement affecter négativement la production secondaire et limiter la taille du zooplancton (Rasmussen et Kalff 1987). D'autre part, de fortes teneurs en carbone organique dissous peuvent favoriser la production bactérienne, car celle-ci s'alimente en COD allochtone (Jansson et al. 2000 ; Lennon et Pfaff 2005 ; Rautio et Vincent 2006 ; Karlsson et al. 2007; Faithfull et al. 2012). Ainsi, un changement de la pénétration de lumière causé par de fortes concentrations en COD peut modifier l'équilibre compétitif (Wetzel 2001) entre les différentes ressources basales pour le zooplancton comme le phytoplancton et les bactéries (Jansson et al. 2007). Sachant que les bactéries sont dépourvues d'acides gras essentiels à la croissance et la reproduction du zooplancton (Brett et Müller-Navarra 1997), les variations en COD causées par les changements climatiques peuvent agir comme agents importants de sélection sur les variations de taille chez le zooplancton.

Par ailleurs, la modification de la couleur de l'eau causée par de fortes concentrations COD peut aussi influencer la prédation sur le zooplancton par les poissons (Wissel et

al. 2003). Effectivement, en chassant de façon visuelle, les poissons peuvent ne plus apercevoir leur proie dans un milieu riche en COD. Cela peut favoriser ainsi les zooplanctons plus imposants, étant donné que ceux-ci seront beaucoup moins chassés (Wissel et al. 2003). De ce fait, les variations en COD peuvent avoir diverses conséquences sur la taille du zooplancton, soit en modifiant la quantité et qualité des ressources alimentaires ou en affectant la prédation.

Bref, il est important de considérer la taille corporelle à maturité du zooplancton comme trait dans l'étude des variations intraspécifiques de trait. Non seulement parce que la taille corporelle est reliée à des processus fondamentaux comme la fécondité, mais aussi parce que les différences de tailles corporelles au sein d'une même espèce ont le potentiel d'être causées par des variations de conditions environnementales et d'affecter le transfert d'énergie du réseau trophique aquatique (Jansson et al. 2007).

0.5 Les acides gras polyinsaturés (PUFA)

Les acides gras sont considérés comme des molécules nutritionnelles critiques (Ravet et al. 2010). En effet, les acides gras polyinsaturés (PUFA) sont primordiaux quant à la croissance somatique des tissus, au développement neurologique, à la reproduction, à la viabilité et au nombre de la descendance chez les invertébrés et vertébrés (Arts et al. 2009). Par exemple, Guisande et al. (2000) affirme que le succès reproductif est fortement lié à l'état nutritionnel des femelles. Ce fait a été confirmé à l'aide de plusieurs études effectuées en laboratoire et sur le terrain (Lacoste et al. 2001; Evjemo

et al. 2008; Chen et al. 2012), où une relation positive entre la fécondité et la quantité de PUFA chez les femelles zooplancton a pu être observée.

La composition en acide gras du zooplancton est, la plupart du temps, associée à celle de la nourriture qu'il ingère (Bourdier et Amblard 1989). En effet, les consommateurs intermédiaires du réseau trophique aquatique, comme le zooplancton, ne peuvent pas synthétiser par eux-mêmes les PUFA et donc doivent se les procurer par l'entremise de leur diète (Arts et al. 2009). Les PUFA se retrouvent seulement chez certains groupes de phytoplancton, car ceux-ci sont absents chez les bactéries (Arts et al. 2009). Par exemple, les diatomées et les cryptophytes sont considérées comme étant une nourriture de très grande qualité pour le zooplancton, car ce groupe de phytoplancton est majoritairement caractérisé par une grande quantité de PUFA (Brett et al. 2009). En revanche, les cyanobactéries sont de très faible qualité, car ce groupe démontre de très faibles pourcentages de PUFA et de fortes quantités d'acide gras saturé (SAFA) (Arts et al. 2009). Étant donné que les PUFA sont synthétisés à la base de la chaîne alimentaire, et qu'ils peuvent être transférés à des niveaux trophiques supérieurs sans être modifiés, ceux-ci peuvent être considérés comme un trait important lorsqu'il est question de la variation intraspécifique de trait chez le zooplancton. En effet, des modifications de la composition en PUFA chez les consommateurs intermédiaires peuvent affecter non seulement les individus mêmes, mais aussi les niveaux trophiques supérieurs qui acquièrent leurs acides gras essentiels à partir de leur alimentation (Arts et al. 2009).

Dans la littérature, il n'y a que très peu d'étude ayant abordé la question de variation intraspécifique de la composition d'acide gras chez le zooplancton, particulièrement chez les copépodes d'eau douce. Effectivement, les recherches se sont beaucoup plus

concentrées sur les variations interspécifiques de la composition en acide gras (p. ex. Sekino et al. 1997; Kainz et al. 2004; Burns et al. 2011; Lau et al. 2012; Masclaux et al. 2012). Cependant, quelques exemples d'étude sur la variation intraspécifique des acides gras figurent dans la littérature. Par exemple, une étude effectuée par Sekino et al. (1997) indique que les différences dans la composition en acide gras au sein d'une même espèce de cladocère étaient beaucoup plus importantes que les variations entre les trois espèces de cladocères à l'étude. L'importance des VIT a aussi été soulevée dans une récente étude de Zarubin et al. (2014). Effectivement, ceux-ci se sont penchés sur la variation intraspécifique de la quantité de lipides chez des espèces de copépodes calanoïdes marins. Bien qu'ils n'aient considéré que la prédation, la flottabilité et la profondeur comme agent potentiel de sélection de VIT, ils ont pu démontrer qu'il y avait des différences significatives de quantité de lipides chez les individus des différentes espèces étudiées.

Grâce à des études précédentes, il est maintenant connu que la composition en acide gras chez le zooplancton peut être influencée par majoritairement la diète (Bourdier et Amblard 1989). Cependant, il est aussi reconnu que la composition en acides gras chez le zooplancton peut varier selon la température (Farkas 1979; Gladyshev et al. 2011; Masclaux et al. 2012). Ainsi, il semble avoir peu d'étude ayant regardé les effets potentiels de variables environnementales reliés aux changements climatiques et du réseau trophique sur la composition en PUFA, au sein et entre les espèces de zooplancton, mis à part les conséquences de la température. Une exception pourrait être l'étude menée par Gladyshev et al. (2010) qui a pris en considération un autre facteur outre la température, soit le niveau de nutriments inorganiques, quant à son effet sur la composition en acides gras chez le zooplancton. Par contre, cette relation s'est avérée non significative.

0.5.1 Température

Les conséquences des variations de la température sur la quantité de PUFA ont été répertoriées à l'aide d'expériences en laboratoire (Farkas 1979; Schlechtriem et al. 2006), mais aussi à l'aide d'échantillonnage dans les lacs (Farkas et Herodek 1964; Maazouzi et al. 2008; Gladyshev et al. 2010). Ces observations ont dénoté que les températures élevées, incluant les variations saisonnières (Farkas et Herodek 1964) et interannuelles (Maazouzi et al. 2008), peuvent influencer négativement la quantité de PUFA chez le zooplancton. D'un autre côté, un échantillonnage en milieu naturel effectué par Taipale et al. (2009) n'a dévoilé aucune relation significative entre la température et la composition en acides gras chez une espèce de *Daphnia*.

Les études pionnières sur l'effet de la température sur la composition en acides gras du zooplancton indiquent un effet direct et une réponse totalement physiologique. Effectivement, ceux-ci dénotent que le zooplancton, face à de faibles températures, peut significativement modifier sa composition en acides gras en, par exemple, augmentant la proportion de DHA et diminuant celle de SAFA (Farkas 1979; Farkas et al. 1984; Schlechtriem et al. 2006). Ainsi, cette réponse représente une adaptation au stress induit par un milieu aux températures froides (Hazel 1995). Par la suite, une autre explication des différents effets de la température sur la composition en acide gras chez le zooplancton peut être reliée au phytoplancton. Effectivement, en sachant que la composition en acides gras essentiels du zooplancton reflète celle de leur alimentation (Arts et al. 2009), il est plausible que la température n'agit pas directement, mais indirectement par l'entremise de modification de la composition en phytoplancton, comme a conclu l'étude effectuée par Gladyshev et al. (2010). Bref, en sachant que la

température peut avoir des effets directs sur la composition en acides gras polyinsaturés du zooplancton et que ces variations peuvent avoir des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs, il est de mise de se questionner sur le rôle de la température sur les variations phénotypiques intraspécifiques de PUFA chez le zooplancton en lien avec les changements climatiques.

0.5.2 Carbone organique dissous

Bien qu'il soit connu que les concentrations en COD peuvent avoir des impacts importants sur les ressources basales (Jansson et al. 2007) et que des études mentionnent que le carbone organique dissous ou particulaire est une source de nourriture très pauvre pour le zooplancton (Gutseit et al. 2007; Brett et al. 2009; Galloway et al., 2014; Taipale et al. 2014), il ne semble pas avoir beaucoup d'étude sur les conséquences de telles variations sur la composition en acides gras polyinsaturés chez des espèces de zooplancton. Cependant, une étude a révélé l'importance de la relation entre le COD et la qualité de nourriture pour le zooplancton. En effet, Gutseit et al. (2007) ont pu démontrer que les lacs supportant de fortes concentrations en COD démontraient une plus grande abondance de flagellé, et par le fait même, une grande quantité de EPA et ALA qui sont deux acides gras polyinsaturés. En contraste, une étude expérimentale s'intéressant aux effets de différentes compositions en sédiments sur les niveaux trophiques inférieurs et à l'influence de ceux-ci sur la biomasse et la composition lipidique du zooplancton n'a observé aucun effet d'une importante concentration en COD sur la composition en acides gras du zooplancton (Harrault et al. 2014). Prendre en considération les conséquences de variables environnementales sujettes à changements dans le contexte des changements climatiques, comme le COD,

semble important, étant donné son potentiel à pouvoir agir comme agent de sélection sur la composition en acides gras chez le zooplancton.

Bref, il est primordial de considérer la composition en acides gras polyinsaturés comme trait à l'étude lorsqu'il est question de la variation intraspécifique de traits chez le zooplancton. Effectivement, les PUFA sont importants quant à la croissance et à la reproduction des organismes aquatiques et donc des modifications dans leur composition peuvent entraîner des répercussions pouvant affecter les niveaux trophiques supérieurs dans les écosystèmes. De plus, en sachant qu'il existe très peu d'étude effectuée sur les conséquences de variables environnementales reliées aux changements climatiques sur les acides gras du zooplancton, mis à part la température, il semble important de démystifier ses agents de sélection potentiels.

0.6 Fécondité

La fécondité est un trait d'histoire de vie important, car celle-ci est reliée à la taille corporelle du zooplancton (Jansson et al. 2007; Hart and Bycheck 2011) et est aussi étroitement associée au contenu en acides gras polyinsaturés des femelles (Guisande et al. 2000; Arts et al. 2009). Le lien entre les PUFA et la fécondité des femelles a été démontré dans quelques études en laboratoire et en milieu naturel (Lacoste et al. 2001; Evjemo et al. 2008; Chen et al. 2012). Les différences de fécondité chez le zooplancton et autres organismes peuvent avoir des répercussions importantes tant au niveau des communautés, mais aussi au niveau des écosystèmes aquatiques par l'entremise de modifications démographiques et de changements dans les interactions compétitives et

trophiques. Quelques études suggèrent que la fécondité peut être influencée par des changements abiotiques et biotiques dans un environnement aquatique. Cependant, aucune étude n'a considéré les effets simultanés de la température, du COD et du réseau trophique sur la fécondité du zooplancton ou s'est questionné sur comment ces facteurs abiotiques peuvent influencer les interrelations entre la fécondité, la taille corporelle et les PUFA.

0.6.1 Température

La température est reconnue pour avoir un effet considérable, non seulement au niveau de la taille corporelle et du contenu en PUFA, mais aussi au niveau de la fécondité du zooplancton. En effet, des températures plus élevées peuvent avoir un effet positif sur la production d'œuf par les femelles et cela indépendamment de la taille corporelle des individus (Koski et Kuosa 1999; Hart et Bychek 2011; Bozkurt and Can 2014). Effectivement, suite à une augmentation de la température en laboratoire, Koski et Kuosa (1999) ont observé une corrélation positive entre la production d'œuf de femelles copépodes et la température, sans pour autant relier une relation significative entre la taille corporelle et la fécondité. Cette dernière observation va à l'encontre d'une étude menée par Maly (1983) qui souligne l'importance de la relation entre la taille corporelle et le nombre d'œufs par femelle. Effectivement, celle-ci a observé une interrelation entre ces traits d'autant plus considérables chez les populations de copépode plus imposant. Ainsi, la température semble être un facteur important influençant la fécondité chez le zooplancton. Cependant, aucune de ces études ne souligne l'importance du climat et particulièrement de la température sur les

interrelations entre la taille corporelle, le contenu en PUFA et la fécondité chez le zooplancton.

0.6.2 Carbone organique dissous

De récentes études suggèrent qu'une augmentation en apport de COD dans les lacs peut réduire la fécondité du zooplancton (Gutseit et al. 2007; Kelly et al. 2014) et cela par l'entremise du rôle important que jouent les PUFA et les bactéries dépourvues d'acides gras essentiels dans la diète de ces consommateurs intermédiaires (Wenzel et al. 2012). Effectivement, Kelly et al. (2014) a observé que dans les lacs foncés (riches en COD), la production zooplanctonique était beaucoup plus faible que celle des lacs clairs. Cette étude dénote, entre autres, l'effet négatif de la réduction de la pénétration de la lumière causé par le COD coloré, dans les milieux aquatiques, sur la production zooplanctonique. Par ailleurs, une autre étude menée par Gutseit et al. (2007) soutient aussi ce fait. En effet, ils ont observé que la taille corporelle, le nombre d'œufs par femelle ainsi que la proportion de femelles féconde étaient beaucoup plus importants dans les lacs clairs (faible en COD). Cette étude souligne l'importance des acides gras essentiels contenus dans le seston des lacs faible en COD. Cependant, une expérience menée par Engert et al. (2013) a démontré que sous différentes températures, l'ajout de substance humique (COD coloré) pouvait augmenter non seulement la taille corporelle d'une espèce de cladocère, mais aussi le succès reproducteur de celle-ci. Ainsi, la présence d'une forte concentration de COD dans les milieux aquatiques semble majoritairement avoir un effet négatif sur la fécondité du zooplancton. Aucune étude n'a cependant pris en considération comment le climat peut moduler les interrelations entre la fécondité, la taille corporelle et les PUFA.

Bref, la température et les concentrations en COD peuvent influencer la fécondité soit directement ou indirectement par l'entremise de modification des ressources basales. De plus, ces facteurs abiotiques peuvent contrôler la présence de poisson dans les milieux aquatiques et ainsi modifier l'abondance des femelles supportant des masses importantes d'œufs (Winfield et Townsend 1983; Svensson 1995).

Notre étude est la première à s'intéresser à l'influence relative de sélections abiotiques (température et COD) et des effets du réseau trophique associé aux changements climatiques sur les variations intraspécifiques et des interrelations entre la taille corporelle, le contenu en PUFA et la fécondité chez une espèce de zooplancton d'eau douce. Une approche « espace pour temps » a été utilisée dans le but d'interpréter les effets des changements climatiques (Jeppensen et al. 2014) et l'étude s'est concentrée sur des d'étangs peu profonds étant donné leur sensibilité aux changements de températures et de précipitations associés aux changements climatiques (De Meester et al. 2005). Des analyses de coefficient de direction ainsi que des régressions linéaires simples ont été utilisées pour une espèce de zooplancton prédominant dans une série d'étangs de la région de Cape Race, Terre-Neuve, soit *Leptodiatomus minutus*. Les hypothèses sont : 1) les températures plus chaudes vont réduire la taille du zooplancton et les eaux plus colorées vont favoriser de plus gros copépodes, 2) les eaux plus chaudes et colorées diminueront le contenu en PUFA, 3) la température favorisera et l'acide tannique défavorisera la fécondité des copépodes et 4) la température et l'acide tannique modifieront les relations entre la fécondité et la taille corporelle ainsi que la fécondité et le contenu en PUFA. Les impacts reliés aux changements climatiques sur les différences intraspécifiques et les interrelations entre ces traits de grande influence chez le zooplancton peuvent avoir des implications écologiques au sein des réseaux trophiques aquatiques.

Ce mémoire est composé d'un seul article. Celui-ci est présenté au chapitre 1 et découle de résultats obtenus grâce à l'échantillonnage intensif effectué à l'été 2013. Cette

introduction a pour but de présenter les notions de base quant à notre étude et de soulever l'importance d'étudier les variations intraspécifiques de trois traits de grande influence et importants en écologie aquatique, soit la taille corporelle à maturité et le contenu en PUFA et la fécondité du zooplancton dans un contexte des changements climatiques. Le chapitre 1 précède une conclusion générale visant à synthétiser les points les plus importants de l'étude et à fournir une ouverture, afin d'améliorer et de parfaire la présente étude pour de futurs travaux.

CHAPITRE I

CLIMATE ACTS ON INTRASPECIFIC VARIATION IN INTER-RELATED EFFECT TRAITS IN COPEPODS

Cristina Charette^{1,2} and Alison M. Derry¹

¹ Department of Biological Sciences, University of Quebec at Montreal (UQAM),

P.O. Box 8888, Succ. Centre-Ville, Montreal, Quebec, Canada, H3C 3P8

And Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement

aquatique (GRIL)

²Corresponding author: charette.cristina@gmail.ca

1.7 Abstract

Synergistic effects of inter-related population attributes such as body size, polyunsaturated fatty acids (PUFA), and fecundity may have a profound influence on food webs, but we have a limited grasp of how climate change may alter intraspecific differences and inter-relationships between these traits. Our objectives were to: 1) disentangle direct and indirect effects of climatically-sensitive abiotic gradients and the food web on population-level intraspecific differences in body size, PUFA content, and fecundity, and 2) test if inter-relationships between these population attributes are mediated by key climate-related variables. We applied structural equation modelling and regression analyses for a dominant zooplankton species, *Leptodiatomus minutus*, among a series of shallow north-temperate ponds. We found that warmer temperatures had unexpected positive effects on intraspecific zooplankton body size, PUFA content, and fecundity in pond habitats that track diurnal fluctuations in air temperature. Mid-day pond temperature determined copepod body size and indirectly increased PUFA content through its influence on phytoplankton community composition. Clutch size of gravid females was strongly related with body size, but only in warmer ponds where it was accentuated by the presence of *Salvelinus fontinalis*. We provide unique insight into how aquatic organisms may respond to climate change in small bodies of shallow inland waters that occur across north-temperate landscapes.

Keywords: aquatic food web, body size, climate change, dissolved organic carbon, fatty acid, fecundity, intraspecific trait variation, pond, inter-related traits, temperature, zooplankton.

Running Title: Selection on effect traits in copepods

1.2 Introduction

Intraspecific trait variation is increasingly recognized to have an important role in ecology (Bolnick et al. 2011; Matthews et al. 2011; Schoener 2011). Body size, fecundity (Jansson et al. 2007; Hart and Bychek 2011), and polyunsaturated fatty acids (PUFAs) (Arts et al. 2009) are all influential organismal attributes that can have potential cascading effects in communities and ecosystems (effect traits). In freshwater ecosystems, climate change is having multi-faceted effects (Adrian et al. 2009) that include simultaneous changes in the abiotic environment (e.g., warmer temperatures and browner waters; Zhang et al. 2010; Larsen et al. 2011) and altered food web interactions (Shurin et al. 2012; Jeppesen et al. 2014). These effects may be exacerbated in shallow inland waters because of the sensitivity of these habitats to changes in atmospheric temperature and allochthonous fluxes in dissolved organic carbon (DOC) (De Meester et al. 2005). Synergies between inter-related population attributes such as body size, PUFAs, and fecundity may have a profound influence on food webs, but we have a limited grasp of how climate change may alter inter-relationships between these traits.

Body size is a key life history trait that influences survival, growth rate, metabolic rate, and fecundity, and can determine community-level interactions such as demographic performance and competitive ability (Jansson et al. 2007; Hart and Bychek 2011). There is overwhelming evidence that warming temperatures will reduce the body size of a wide diversity of taxa (Daufresne et al. 2009; Gardner et al. 2011), including zooplankton which are a key trophic node in aquatic food webs (Hart and Bychek 2011; Vadadi-Fülöp et al. 2012). Among the zooplankton, browner and more tannic waters generally harbour larger individuals compared to the same species in clear waters (Carter et al. 1983; Yan et al. 2008; Robidoux et al. 2015). Altered zooplankton body

size may result from differences in food abundance and quality, as well as from fish predation (Brooks and Dodson 1965) that can be modulated by temperature through altered fish species assemblages (Jeppesen et al. 2014), and by DOC through reduced visual predation efficiency (Wissel et al. 2003). Given that abiotic and biotic factors all simultaneously contribute to selective environments that influence zooplankton body size in face of climate change, there is a need for studies that implicitly consider the relative strengths of these factors within a single framework.

Polyunsaturated fatty acids (PUFAs) are trophically-transferred compounds that are essential for growth, reproduction, and fecundity in all consumers (Arts et al. 2009). Between-species laboratory comparisons have shown that warmer temperatures decrease PUFA content of phytoplankton (Fuschino et al. 2011) and zooplankton (Masclaux et al. 2012). In lake studies, a link between reduced PUFA content of zooplankton and warmer temperatures has also been associated with inter-annual variability (Maazouzi et al. 2008), and contrasting summer temperature from different regions (Gladyshev et al. 2011). Browner waters have also been linked to lower PUFA content in zooplankton (Brett et al. 2009). Potential mechanisms underlying DOC-mediated responses include shading of algal resources (Ask *et al.* 2012), altered phytoplankton community composition (Graham and Vinebrooke 2009), and increases in the production of sterol and PUFA-poor bacteria (Gutseit et al. 2007; Brett et al. 2009). PUFA content in zooplankton is highly influenced by environmental conditions, and can be more variable within species than between species (Sekino et al. 1997). However, only a handful of studies have quantified within-species fatty acid variation (Sekino et al. 1997; Zarubin et al. 2014). Therefore, there is a need to address climate change impacts on intraspecific variation in PUFAs in aquatic food webs.

Fecundity, which is influenced by both body size (Jansson et al. 2007; Hart and Bycheck 2011) and PUFAs (Arts et al. 2009), can have extended effects in aquatic communities and ecosystems through altered demography and changes in the outcome

of competitive and trophic interactions. Fecundity can also be influenced by changes in the abiotic and biotic environment. For example, warmer temperature can have a positive effect on egg production in some zooplankton that is independent from body size (Koski and Kuosa 1999; Hart and Bychek 2011). Recent evidence suggests that increased terrestrial DOC reduces zooplankton fecundity (Gutseit et al. 2007; Kelly et al. 2014) through an enhanced role of PUFA and sterol-poor bacteria in zooplankton diet (Wenzel et al. 2012). However, no other studies have teased out simultaneous effects of temperature, DOC, and food web effects on zooplankton fecundity nor investigated how these abiotic factors may modulate fecundity relationships with body size and PUFAs.

Our study is the first to address relative influences of abiotic selection and food web effects associated with climate change on intraspecific differences and inter-relationships between body size, PUFA content, and fecundity of freshwater zooplankton. We used a space-for-time substitution approach to interpret climate change effects (Jeppesen et al. 2014), and we focused on shallow inland waters because of their sensitivity to changes in temperature and precipitation associated with climatic change (De Meester et al. 2005). We applied structural equation models (SEMs) to test the following predictions for populations of a dominant calanoid copepod, *Leptodiaptomus minutus*: 1) warmer temperature will reduce body size while browner, tannic waters will indirectly favor larger body size; 2) both warmer temperature and browner waters will decrease PUFA content; 3) temperature will increase but tannic acid will decrease copepod fecundity; 4) temperature and tannic acid will alter fecundity relationships with body size and PUFA content. Climate-driven impacts on intraspecific differences and inter-relationships between influential attributes such as body size, PUFA content, and fecundity in zooplankton could have cascading ecological implications in aquatic food webs.

1.3 Methods

Our study was conducted in a system of 44 natural shallow ponds in southeastern Newfoundland, Canada (Cape Race: 46°38'33.35''N, 53°12'02.27''W) (Appendix A) from July 6th to 26th, 2013. We detected strong natural gradients in temperature, dissolved organic carbon (DOC), tannic acid (TA) which is correlated with water color and represents the terrestrial part of the DOC (Cuthberg and del Giorgio 1992), and pH (Table 1.1). We focused on the calanoid copepod, *Leptodiatomus minutus*, which is a major component of zooplankton communities across north-eastern North America (Balcer et al. 1984), and is the prevailing species in zooplankton communities among these ponds (A.M. Derry unpubl.) This area is also known for the dominance by a single fish species, *Salvelinus fontinalis* (Hutchings 1993).

Table 1.1 Water chemistry and temperature characteristics of the 44 study ponds (TP: total phosphorus, DOC: dissolved organic carbon, TA: tannic acid equivalent).

	Mean	Range		
pH	4,51	3,61	-	6,16
TP (µg/L)	18,54	5,99	-	58,55
DOC (mg/L)	11,87	2,56	-	26,84
TA (mg/L)	2,49	0,45	-	9,07
Temperature (°C) (n=44)	19,74	15,3	-	26,3
cool ponds (n=10)	16,14	15,3	-	16,7
intermediate ponds (n=20)	19,28	17,3	-	20,8
warm ponds (n=14)	22,98	21,1	-	26,3

Three intraspecific traits were quantified for *L. minutus* populations: 1) individual and population-level body size at maturity in 44 ponds, 2) population-level polyunsaturated fatty acid (PUFAs) tissue content in 30 ponds, and 3) individual and population-level fecundity in 44 ponds. Body size (total length; μm) of a total of 50 adult individuals (25 females and 25 males) were measured from 44 ponds where this species occurred in concentrations of at least 0.15 individuals L⁻¹. Copepod body size measurements were conducted on sugar-formalin-preserved individuals, with a 10x dissecting microscope camera (SZ2-IL-ST, Olympus SZ, Japan Camera system Olympus DP21) combined with digital photographs using Olympus camera-microscope software (Olympus DP21-HS). Copepod length measurement did not include the caudal setae, as described by McCauley (1984). We measured two forms of fecundity: 1) clutch size at the individual-level (number of eggs/gravid female) and the population-level (average population clutch size of individual gravid females), and 2) relative population abundance of gravid females.

Only 30 of the 44 study ponds had sufficiently high abundance of *L. minutus* to produce at least 0.35 mg of dry weight for fatty acid analyses. Live *L. minutus* were sorted from zooplankton communities by hand under a stereo-microscope (Olympus SZ61) within 12 hour of collection. Females carrying eggs and embryos were included in fatty acid samples. Live bulk population samples of *L. minutus* tissue were frozen at -80°C until analysis. Just prior to analysis, the 30 samples were freeze-dried (Virtis benchtop pro) and weighed (0.35-1.91 mg) with a Mettler-Toledo XP26 microbalance. Methods for fatty acids followed the extraction protocol described by Heissenberger et al. (2010), and analyses are described in Appendix B.

The following abiotic variables were included in the initial structural equation models (Fig. 1a): temperature (°C), pH, and tannic acid equivalent (TA; mgL⁻¹). TA was included in SEMs in lieu of DOC because it is the allochthonous tannic fraction of

DOC (Cuthberg and del Giorgio 1992) that is anticipated to increase with increased terrestrial loading associated with climate change (Zhang et al. 2010; Larsen et al. 2011). For basal resources, we included algal biomass (chlorophyll a; $\mu\text{g L}^{-1}$) and bacterial production ($\mu\text{CL}^{-1}\text{day}^{-1}$). Phytoplankton communities were preserved in Lugol's solution and enumerated for a subset of 20 ponds that were representative of abiotic gradients (Appendix C).

For predators that could potentially exert top-down predation effects on zooplankton, we included predaceous dytiscidae and gyrimidae beetles (beetles; individual/tow) and presence/ absence of brook trout (*S. fontinalis*) in the 44 study ponds (Fig. 1a). Macroinvertebrates were collected by standardized tows with a 500 μm D-frame dip net, and the relative abundance of genera was enumerated with the use of a high-resolution dissecting microscope (SZ2-IL-ST, Olympus) following Larson et al. (2000). We assumed that the abundance of adult beetles was correlated with the abundance of predatory larval stages on *L. minutus*. The presence/absence of *S. fontinalis* (fish) was assessed by a combination of back-pack electrofishing, mark-recapture events, observation of surface activity in deep ponds, and local knowledge.

1.3.1 Statistical analyses

Structural equation modeling (SEMs) (Grace 2006) was used to quantify the effects of direct and indirect abiotic and biotic explanatory factors on population-level copepod life history traits: 1) mean population body size at maturity (μm), 2) population tissue content of PUFA (%), and 3) fecundity (population-level clutch size and relative population abundance of gravid females). The following transformations were done on explanatory variables: temperature and beetles were square root transformed; pH,

TA, Chl a and BP were log transformed; presence/ absence of fish was coded as a binary variable. The following transformations were done on response variables: mean population body size was square-root transformed; it was not necessary to transform % PUFA; average clutch size and relative abundance of gravid females were log-transformed. Best fit models were evaluated with the following parameters: χ^2 statistic was used to indicate the overall goodness of fit of models, the akaike information criteria (AIC) was applied when pathways but not explanatory variables were removed from models, and the coefficient of determination (R^2) was used to compare models when when significant models differed in explanatory variables. The final significant model chosen had the lowest number of free parameters to reduce the risk of model over-fitting by using a large number of parameters. A P -value greater than 0.05 for the χ^2 statistic indicates there is no significant discrepancy between model and data. The SEM analysis was performed using the Lavaan package in R (R Development Core Team, 2014).

Redundancy analysis (RDA) was applied to examine the relative contributions of environmental factors to phytoplankton group biovolume among the subset of 20 using the `rda{vegan}` function in R (R Development Core Team 2014). Phytoplankton group biovolume were Hellinger-transformed (Legendre and Legendre 2012). The Forward selection of the explanatory variables was achieved using the `forward.sel{packfor}` function ($\alpha = 0.05$) (Dray et al. 2011). We excluded any variables for which collinearity among explanatory variables were detected ($VIF > 10$). We used a permutation test under a reduced model with 999 new permutations (`anova.cca{vegan}` function in R, R Development Core Team 2014).

We tested if significant explanatory variables identified in the SEMs influenced individual-level variation in copepod body size and clutch size, and if there was a correlation between diatom biovolume and population PUFA content. These variables included the following pond categories: 1) mid-day pond temperature: cool ($< 17^\circ\text{C}$),

intermediate ($17-21^{\circ}\text{C}$), and warm ($\geq 21^{\circ}\text{C}$); diatom biovolume delineated by median: low diatom ($<38 \text{ mg/m}^3$) and high diatom ($\geq 38 \text{ mg/m}^3$); and 3) fish presence/absence. The significance of these pond categories was tested with non-parametric Kruskal-Wallis ANOVA followed by pairwise Dunn's tests in JMP 11 (© 2013 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Simple linear regressions were employed to test inter-relationships between the three traits, and the influence of key abiotic and food web variables on fecundity relationships with body size and PUFA with the function `lm{vegan}` in R (Development Core Team 2014).

1.4 Results

Leptodiaptomus minutus mean population body size at maturity was predicted by temperature (Fig. 1.1b; SEM best fit model: 25% of the total variation explained, $\chi^2=2.73$, $P=0.842$, $\text{AIC}=58.84$). Larger individual copepods were evident in warm ponds that were absent in the intermediate temperature and cool ponds (Fig. 1.3a, Kruskal-Wallis test, $\chi^2=150.42$, $P< 0.0001$; Dunn's post hoc tests, $P<0.001$). *L. minutus* population polyunsaturated fatty acid (PUFA) content was not explained by any abiotic or biotic variables in the SEM, including chlorophyll a which is a composite measure of algal biomass (Fig. 1.1c). Therefore, we investigated the influence of abiotic gradients on phytoplankton community composition among a subset of 20 ponds (RDA: 37% of variance explained, $F=2.57$, $P=0.004$, RDA1: 57% and RDA2: 17%). While warmer temperatures with circumneutral pH and higher specific conductivity favored higher diatom biovolume, cyanobacteria were favored by high tannic acid and total phosphorus, and acidic pH (Fig. 1.2). Copepods were PUFA-enriched in ponds with higher diatom biovolume (Fig. 1.3b, Kruskal Wallis test, $\chi^2=4.93$, $P=0.0263$; Dunn's post hoc tests, $P=0.0295$). *L. minutus* average population

clutch size was positively influenced by the presence of *S. fontinalis* (Fig. 1.1d). The best-fitting model explained 17% of the total variation ($\chi^2=2.04$, $P=0.728$, AIC=-81.66). Copepod populations that co-occurred with *S. fontinalis* were comprised of more fecund gravid females (Fig. 1.3c, Kruskal-Wallis test, $\chi^2=4.18$, $P<0.001$, Dunn's post hoc test, $P<0.001$). By contrast, there were no clear abiotic or food web drivers of the relative population abundance of gravid females (Fig. 1.1e).

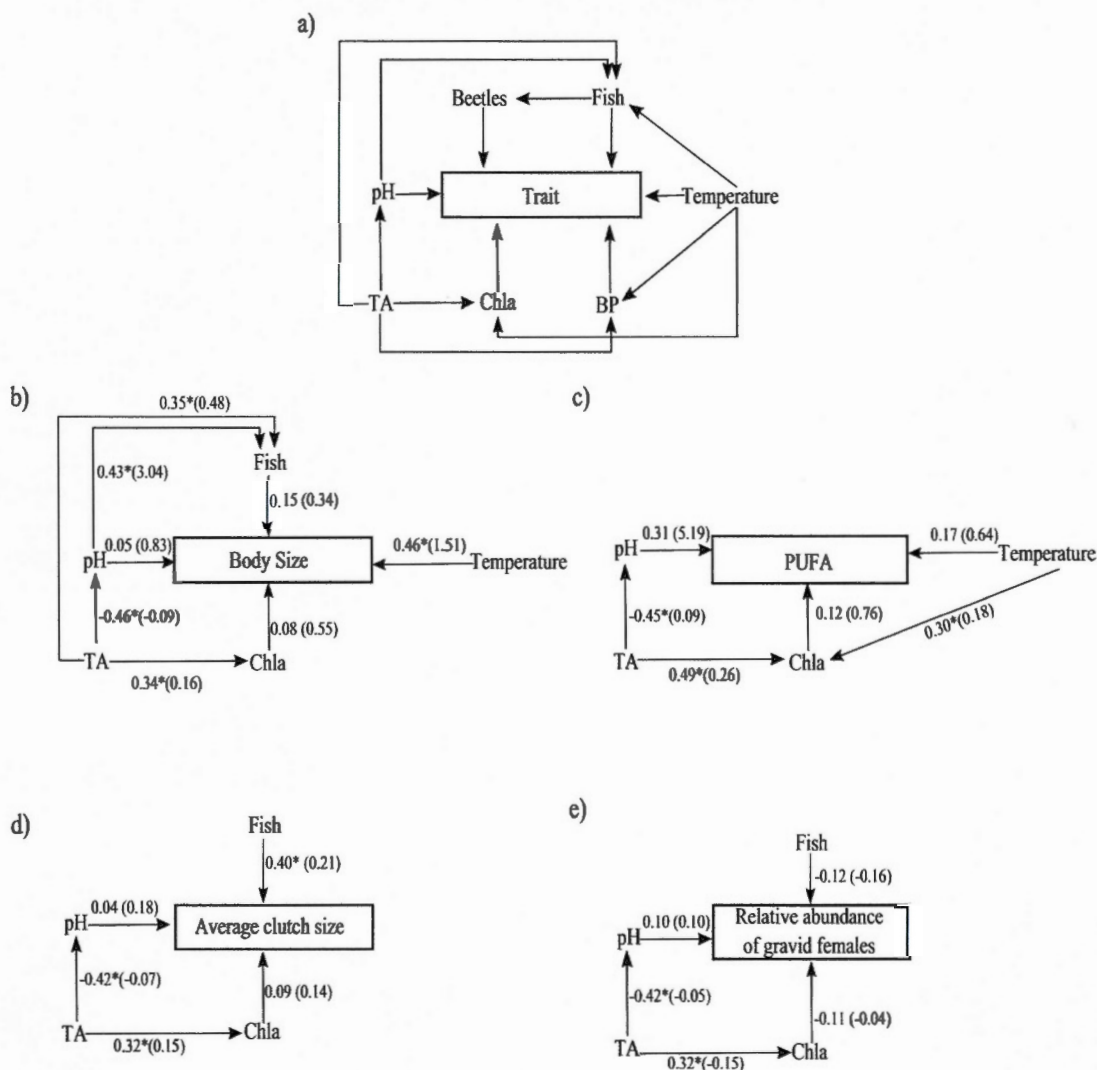


Figure 1.1 (a) Initial structural equation model of intraspecific variation in *Leptodiatomus minutus* and best-fit of (b) mean population body size at maturity (μm), (c) % polyunsaturated fatty acids (PUFA), (d) average clutch size (average number of eggs/gravid female per population), and (e) relative population abundance of gravid females (number of gravid females/total number of females per population). Standardized partial regression coefficients are noted first and unstandardized partial regression coefficients are noted second in parentheses. Significance is indicated by asterisks ($P < 0.05$). TA: tannic acid equivalent (mgL^{-1}), Chla: chlorophyll *a* (μgL^{-1}), BP: bacterial production ($\mu\text{CL}^{-1}\text{day}^{-1}$), Fish: presence or absence of fish, Beetles: relative abundance of predacious beetle (number of individuals/tow).

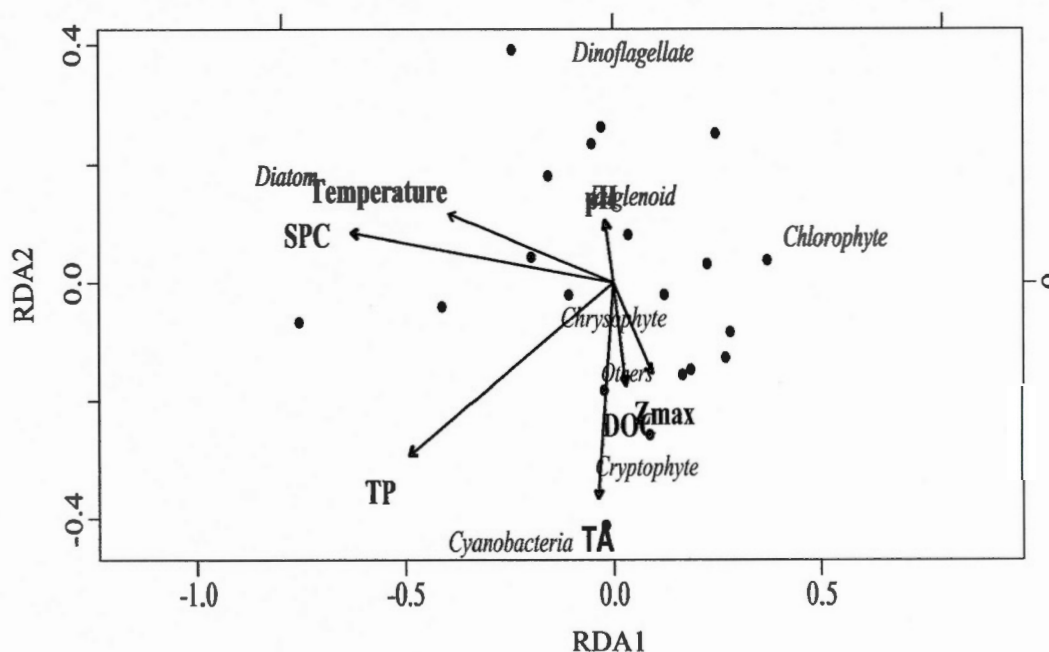


Figure 1.2 Redundancy analysis (RDA) of phytoplankton groups biovolumes with respect to selected environmental explanatory variables: tannic acid equivalent (TA, mgL^{-1}), total phosphorus (TP, μgL^{-1}), specific conductivity (SPC, μScm^{-1}), dissolved organic carbon (DOC, mgL^{-1}), and relative maximum depth (Z_{max}, m).

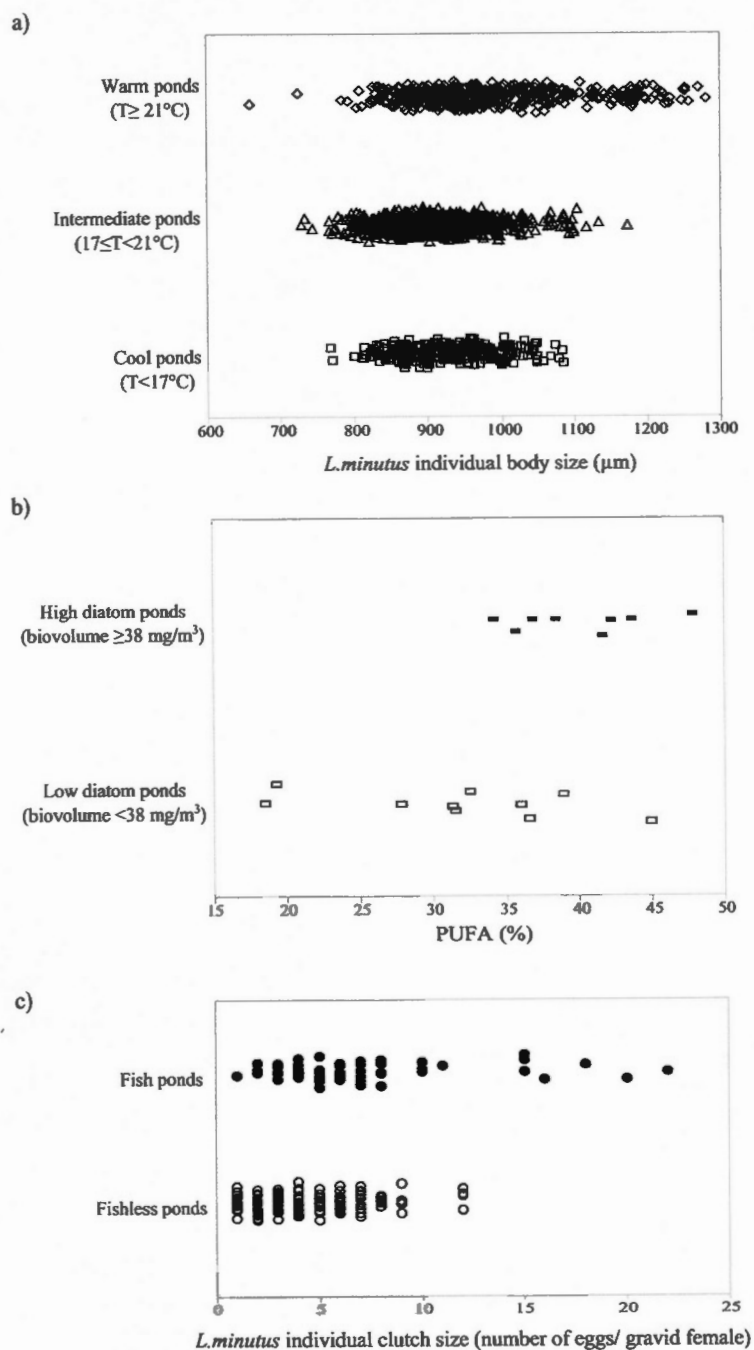


Figure 1.3 *Leptodiatomus minutus* (a) individual body size (μm) according to mid-day pond temperature (T) categories (warm: $T \geq 21^\circ\text{C}$, intermediate: $17 \leq T < 21^\circ\text{C}$, cool: $T < 17^\circ\text{C}$), (b) population polyunsaturated fatty acids (PUFA) content (%) according to diatom biovolume categories (high diatom ponds: biovolume $\geq 38 \text{ mg/m}^3$, low diatom

ponds: biovolume $<38 \text{ mg/m}^3$), and (c) individual clutch size (number of eggs/gravid female) according to fish presence/absence categories (Fish or fishless ponds).

L. minutus population mean body size and PUFA content were positively linearly related (Fig. 1.4a) and this relationship was neither dependant on temperature nor diatom biovolume. Both mean population body size (Fig. 1.4b) and PUFA content (Fig. 1.4c) had a positive influence on the relative population abundance of gravid females. However, the latter was only significant under conditions where there was high diatom biovolumes. Temperature but not fish presence/absence mediated a positive relationship between *L. minutus* individual body size and clutch size (Fig. 1.4d). Larger females had more eggs in warm ponds compared to cool ponds, and this effect was magnified in the presence of fish (Fig. 1.4d). There was no relationship between population PUFA content and average population clutch size of gravid females (Fig. 1.4e) nor between relative abundance of gravid females and the average population clutch size of gravid females (Fig. 1.4f).

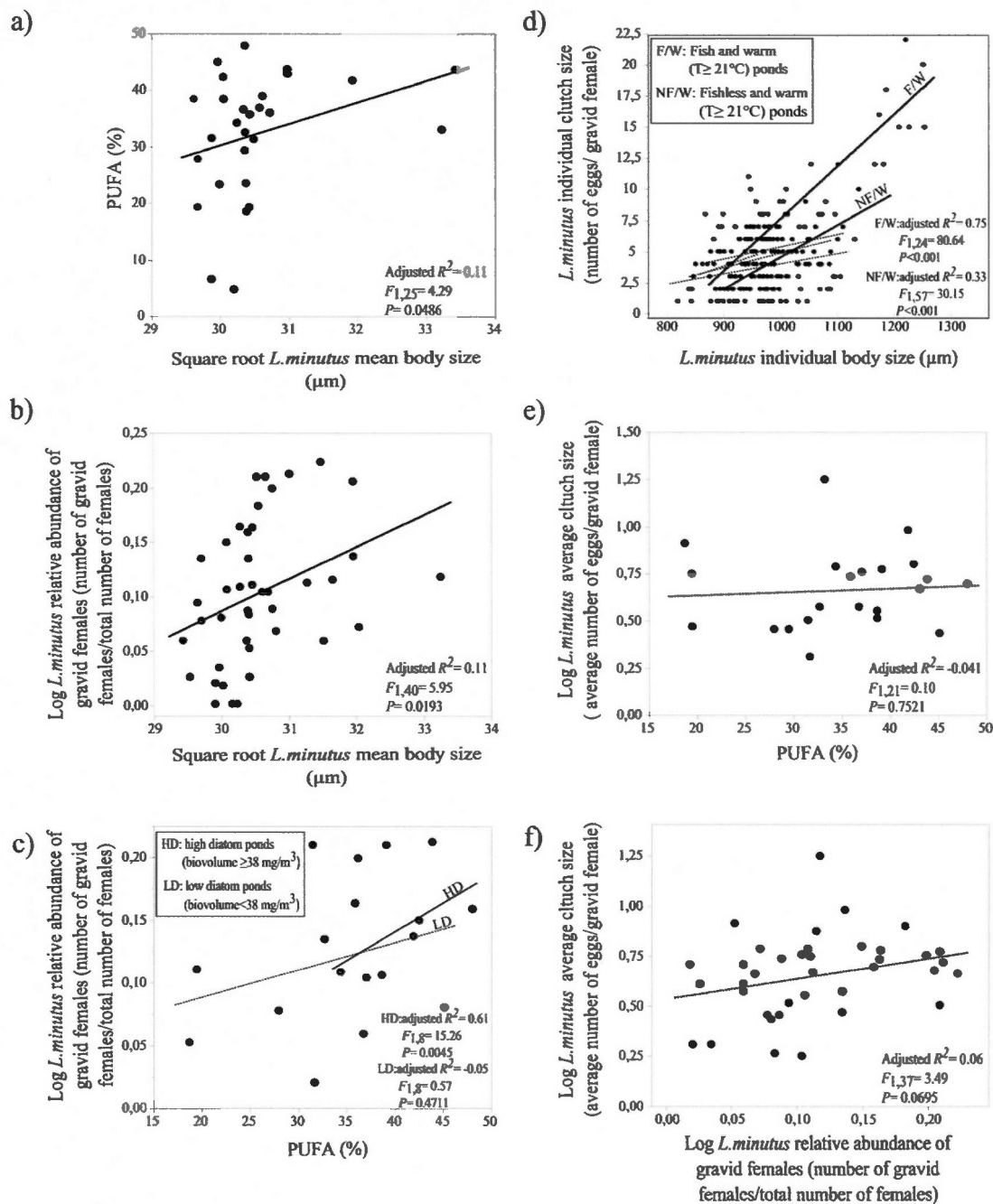


Figure 1.4 Simple linear regressions for the relationships between fecundity, body size, and polyunsaturated fatty acid (PUFA) content: (a) *Leptodiatomus minutus* mean body size (μm) versus population polyunsaturated fatty acids (PUFA) content (%), (b) *L. minutus* mean population body size (μm) versus relative population abundance of gravid females (number of gravid females/total number of females per population), (c)

L. minutus PUFA content (%) versus relative population abundance of gravid females according to diatom biovolume categories (high diatom ponds: biovolume ≥ 38 mg/m³, low diatom ponds: biovolume < 38 mg/m³), (d) *L. minutus* individual body size (μ m) and individual clutch size (number of eggs/gravid female) across fish (fish and fishless ponds) and temperature (warm: $T \geq 21^\circ\text{C}$, intermediate: $17 \leq T < 21^\circ\text{C}$, cool: $T < 17^\circ\text{C}$) categories, (e) *L. minutus* PUFA content (%) versus average clutch size (average number of eggs/ gravid female per population), and (f) relative population abundance of gravid females versus average clutch size. Dotted lines represent insignificant linear relationship whereas full lines show significant linear relationships ($P \leq 0.05$).

1.5 Discussion

Climate had unexpected positive direct and indirect effects on intraspecific copepod body size, PUFA content, and fecundity in temporally fluctuating pond habitats that track diurnal changes in air temperature. Our study is unlike most other studies that have investigated potential climate-related effects on body size, PUFAs, and fecundity because 1) we considered all three life history traits within a single framework to test the relative influences of abiotic and biotic food web variables that are anticipated to be simultaneously altered by climate change, 2) we focused on intraspecific trait differences, which has rarely been done for fatty acids, and 3) we tested how climate-related variables may mediate inter-relationships between body size, PUFA content, and fecundity. Mid-day temperature was the sole driver of copepod body size and indirectly increased population PUFA content through its influence on phytoplankton community composition. Copepod populations in warm ponds contained larger, PUFA-enriched copepods that resulted in a higher relative abundance of gravid females compared with cooler ponds with lower diatom biovolume. Clutch size of gravid females was strongly related with body size – but this positive relationship between body size and fecundity was present only in warmer ponds where it was accentuated

by the presence of fish (*Salvelinus fontinalis*). We present the first study that has implicitly considered relative influences of abiotic and food web effects on intraspecific differences and inter-relationships between three influential life history traits (body size, PUFA content, and fecundity) in a dominant zooplankton species, and provide unique insight into how aquatic organisms may respond to climate change in small bodies of shallow inland waters (Fig. 1.5).

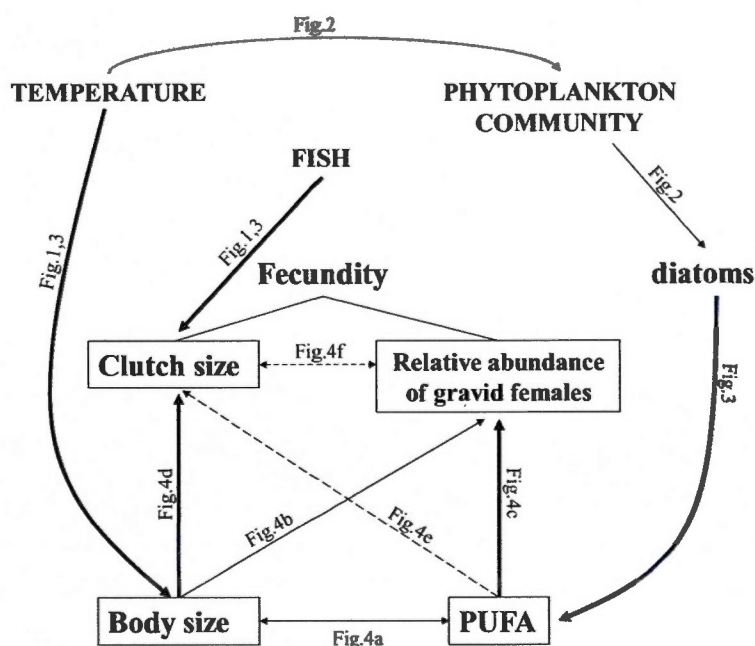


Figure 1.5 Conceptual summary diagram of how climate-driven temperature and food web effects act on inter-related *Leptodiatomus minutus* population attributes in body size, polyunsaturated fatty acids (PUFAs), and fecundity. Dotted lines represent insignificant linear relationships, and full lines indicate significant linear inter-relationships between body size, PUFAs, and fecundity ($P \leq 0.05$). Bold lines designate direct and indirect influences of temperature, phytoplankton, and fish on each of these population attributes, and their inter-relationships. Figure numbers are indicated beside each associated relationship.

1.5.1 Body size

Temperature was the sole driver of body size among ponds, and had an unexpected positive effect of increasing copepod body size in the warm ponds (Fig. 1.1b, Fig. 1.3a). The positive influence of temperature on copepod body size that we detected may be explained by increased metabolism, feeding, and growth rate at warmer temperatures (Brown et al. 2004), but without a tradeoff associated with limitation in resource quantity and/or quality that reduces body size at maturity (Gillooly et al. 2001). Warmer ponds underwent diurnal fluctuations in temperature and warmed up during the day, while intermediate-temperature and cool ponds had dampened diurnal temperature fluctuations (Table 1.1) because of the influence of larger pond surface area and/or the presence of groundwater springs.

We eliminated other possible hypotheses that could explain body size differences among ponds with different mid-day temperatures. First, the presence of larger copepods in warmer ponds was not explained by the absence of cold-water fish (*Salvelinus fontinalis*), which could have potentially exerted size-selective predation on the zooplankton (Brooks and Dodson 1965; Jansson et al. 2007). This was because larger copepods were not correlated with the absence of fish in intermediate and cool temperature ponds where pH gradients controlled the distribution of fish, and fish were not absent from all warm ponds (Fig. 1.1b). Secondly, a negative influence of temperature on body size thorough limitation of resource quantity in the cooler ponds was unlikely because algal biomass (chlorophyll a) was not significant in any of the SEMs (Fig. 1.1). Thirdly, *L. minutus* body size was not influenced by differences in the relative abundance of this species or other zooplankton species among ponds. This

was because a) while the relative abundance of *L. minutus* varied among ponds, the relationship between *L. minutus* abundance and body size was weak (Appendix D) and b) the regional species pool was species-poor and all other species except for the small cladoceran *Bosmina* sp. and *L. minutus* occurred in low abundance (A.M. Derry unpubl.). Fourthly, larger mid-summer individuals in the warm ponds were unlikely a result of large, overwintering adults because these would have been eliminated by fish where fish and copepods co-occurred. Also, *L. minutus* produces copious resting eggs in autumn and the spring population is dominated by nauplii emerging from these resting stages (A.M. Derry, unpubl.). Fifthly, temperature effects on copepod body size were not confounded by latitude, as was the case for another study that found no relationship of calanoid copepod body size with temperature in lakes ranging from Greenland to the tropics (Havens et al. 2015). All of the ponds in this study fall within a small spatial scale (15 km²). Other research has shown that a longer and warmer growing periods can lead to higher-frequency voltinism and more stochastic population dynamics in *Leptodiaptomus ashlandi* copepods (Winder et al. 2009). These responses remain to be tested in our study system, especially in relation to diurnal and inter-annual fluctuating selection in temperature. Other future research could investigate interactions between temperature and seasonal effects associated with potential changes in population age and size traits (Sebastian et al. 2012). Therefore, fine-scale diurnal fluctuations in the temperature of warm ponds may have enabled a metabolic advantage for the copepods without outstripping the quantity and quality of algal resources.

1.5.2 Polyunsaturated fatty acids

Our study supports established evidence in the fatty acid literature that pelagic phytoplankton drive the PUFA content of zooplankton (Brett and Müller-Navarra 1997; Brett et al. 2009; Arts et al. 2009). We found that diatoms proliferated in warm ponds (Fig. 1.2), and this likely resulted in the PUFA-enrichment of copepods (Fig. 1.3b). Diatoms are PUFA-enriched compared to most other taxa of phytoplankton (Brett and Müller-Navarra 1997; Arts et al. 2009). In the cool ponds, there was an important biovolume of green algae, which can be poor in long-chain PUFAs (Ahlgren et al. 1992). Our findings suggest that more work needs to be done to understand climatic factors controlling the composition of phytoplankton communities in shallow ponds with fluctuating temperatures, and how this relates to the transfer of essential fatty acids such as PUFAs to higher trophic levels. In warm ponds, the daily mid-summer temperature range experienced by aquatic organisms was 21-26°C and the average daily temperature was 23°C (Table 1.1). The high biovolume of diatoms in relation to the average daily pond temperature of the warm ponds was consistent with the temperature optima found for diatoms (Paerl and Otten 2012). Our findings do not dispute the overwhelming evidence that shows that blooms of cyanobacteria, which have a higher thermal optima than diatoms (~30°C; Paerl and Otten 2012) will become more frequent and widespread with climate warming and eutrophication (Paerl and Huisman 2008; Jeppesen et al. 2014). However, more work needs to be done to understand climate controls on phytoplankton communities in ponds with diurnally fluctuating temperatures.

We found no evidence that gradients of tannic acid and browning among ponds altered intraspecific PUFA content of copepods (Fig. 1.1a, c). Cyanobacteria, which are PUFA-poor (Brett and Müller-Navarra 1997; Arts et al. 2009), occurred across pond temperature categories, but at higher biovolume in tannic, and phosphorus-rich ponds. However, there was no clear negative relationship between cyanobacteria biovolume and copepod PUFA content. Moreover, bacterial production, which is often correlated

with DOC, was not an important explanatory variable (Fig. 1.1c). Heterotrophic protists can play an important role in trophic upgrading of essential fatty acids from bacteria to zooplankton (Arts et al. 2009), and it is possible that we overlooked the influence of this important group. However, there is increasing evidence that phytoplankton are the predominant component of zooplankton diet, even for passive filter feeders such as cladocerans in high DOC lakes (Galloway et al. 2014), let alone selective feeders such as calanoid copepods (Zollner et al. 2009). Future research should include the seston in fatty acid analyses to enable a more direct comparison of zooplankton consumer response to dietary supply of phytoplankton in face of climate change.

1.5.3 Fecundity

The dependency of fecundity on body size (Jansson et al. 2007; Hart and Bycheck 2011) and PUFAs (Arts et al. 2009) is well known and was also supported by our study (Fig. 1.4a,b,c). However, few studies have considered how climate and food web effects may influence these relationships. Other studies have shown that warmer temperature can have a positive direct effect on egg production, (Koski and Kuosa 1999; Hart and Bycheck 2011), and that body size-clutch size relationships are enhanced in copepod populations with large body sizes (Maly 1983), but these studies did not test for temperature dependency in the relationship between body size and clutch size as we did. We found that a positive relationship between body size and clutch size was temperature-dependant (Fig. 1.4d): larger females were more fecund only in the warmer ponds (Fig. 1.4d). There was no apparent tradeoff or relationship between the average number of eggs produced per female in a population and the relative abundance of gravid females (Fig. 1.4f). Average population clutch size was positively influenced

by the presence of *S. fontinalis* (Fig. 1.1d), and this was accentuated in the warm ponds where female body sizes were larger (Fig. 1.4d). This suggests that the brook trout were not selectively preying on large female copepods with conspicuous egg masses as has been found in other studies (Winfield and Townsend 1983; Svensson 1995), but instead may have stimulated the phytoplankton community through excretory effects on nutrient cycling (Schindler et al. 2001).

1.6 Conclusion

Warmer temperatures can positively alter inter-relationships between population attributes in body size, PUFAs, and fecundity in zooplankton in ponds (Fig. 1.5). Future research should be directed to understand the genetic versus plastic basis of phenotypic differences in these traits under climate change (Merilä and Hendry 2014; Stoks et al. 2014). Climatic warming may have joint positive effects on all three of these traits that could have synergistic extended consequences for population demography, community interactions, and food webs.

1.7 Acknowledgements

This research was funded by NSERC, FRQNT, and CFI grants to A.M.D. C.C. was supported by UQAM-FARE and GRIL scholarships. We thank the Mistaken Point Ecological Reserve, NL are grateful for support in the field and laboratory from: J. Negrin Dastis, K. Velghe, M. Robidoux, N. Fortin St-Gelais, G. Zocrato, H. Marriash, P. Carrier-Corbeil, and M. Yates.

CONCLUSION

Dans le contexte des changements climatiques, les étangs sont susceptibles d'être soumis à d'importantes fluctuations de température et de concentrations en COD et en acide tannique, étant donné leur faible profondeur (De Meester 2005). Les organismes vivants dans ces milieux particuliers, comme le zooplancton, sont donc vulnérables à des modifications dans leurs conditions environnementales. Ces variables sensibles aux changements climatiques peuvent agir comme agents de sélection directs ou indirects chez ces organismes (Walther et al. 2002; Parmesan 2006). En effet, ces variables ont le fort potentiel d'affecter les variations intraspécifiques de traits importants en écologie, car celles-ci représentent une unité sur laquelle la sélection peut agir (Schluter, 2000). L'importance de s'attarder au VIT en lien avec les changements climatiques réside dans le fait que les VIT peuvent avoir des impacts considérables sur les communautés, mais aussi sur tous les niveaux trophiques d'un écosystème (Bolnick et al. 2011; Matthews et al. 2011). Les objectifs de cette étude étaient de 1) déterminer les effets directs et indirects des gradients abiotiques sensibles au climat et du réseau trophique sur les différences intraspécifiques de taille corporelle, contenu de PUFA et de fécondité, et 2) tester si les interrelations entre ces traits de population peuvent être modulé par des variables clés reliées au climat chez une espèce de copépode calanoïde dominant majoritairement les milieux aquatiques, *Leptodiatomus minutus*.

Notre étude se démarque des autres études ayant considéré l'influence du climat sur la taille corporelle, les PUFA et la fécondité parce que 1) nous avons considéré

simultanément trois traits d'histoire de vie, afin de tester les influences relatives des variables abiotiques et biotiques du réseau trophique pouvant être modifiées par les changements climatiques, 2) nous nous sommes penchés sur les variations intraspécifiques, ce qui a rarement été fait pour les acides gras polyinsaturés et 3) nous avons tester comment les variables sensibles au climat peuvent moduler les interrelations entre la taille corporelle, le contenu en PUFA et la fécondité.

Notre étude souligne l'importance de la température en tant que telle lorsqu'il est question des effets des changements climatiques sur les différences intraspécifiques de plusieurs traits importants chez une espèce de zooplancton. Effectivement, la température a eu des effets positifs directs et indirects inattendus sur les variations intraspécifiques de taille corporelle, contenu en PUFA et de fécondité, dans les étangs démontrant des fluctuations journalières de température. Plus particulièrement, la température mi-journée a influencé uniquement la taille corporelle du copépode et a indirectement augmenté le contenu en PUFA des copépodes par l'entremise de son influence sur la composition de la communauté de phytoplancton. La population de copépode dans les étangs plus chauds démontrait des copépodes plus gros et riches en PUFA entraînant ainsi une plus grande abondance relative de femelles fécondes que la population des étangs plus froids ayant un biovolume de diatomées plus faible.

Notre étude présente une des premières évidences que la relation positive entre le nombre d'œufs par femelle féconde et la taille corporelle du zooplancton peut être modulée par la température. Effectivement, cette relation s'est avéré présente seulement dans les étangs démontrant une forte température et accentuée lorsque *Salvelinus fontinalis* était présent. Ainsi, cette étude a considéré implicitement les influences relatives des effets abiotiques et du réseau trophique sur les différences

intraspécifiques et les interrelations entre trois traits d'histoire de vie (taille corporelle, contenu en PUFA et la fécondité) chez une espèce de copépode dominant les milieux aquatiques. De plus, cette étude apporte une vision unique de comment les organismes aquatiques peuvent répondre aux changements climatiques dans les petits étendus d'eau à faible profondeur parsemant le paysage.

De futures recherches pourraient approfondir les conséquences des variations intraspécifiques de trait chez zooplancton sur les interactions trophiques. En effet, la présente étude s'est penchée particulièrement sur les effets de la variation phénotypique de taille corporelle à maturité, de contenu en PUFA et de fécondité. Par contre, il serait intéressant de regarder plus en détail les conséquences de variations de taille zooplancton, sur les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs. Effectivement, cette étude a démontré l'importance de la composition en phytoplancton pour expliquer les VIT dans les traits à l'étude. Il serait tout aussi intéressant de s'attarder sur la relation inverse, c'est-à-dire de regarder les effets de la différence de taille individuelle chez l'espèce de zooplancton sur, par exemple, la biomasse phytoplanctonique. De plus, des études complémentaires pourraient s'attarder à l'analyse de la composition en acides gras chez le seston (phytoplancton) ainsi que chez l'espèce de poisson dominant dans le système à l'étude. En effet, en n'ayant pas regardé la composition en acides gras polyinsaturés chez les groupes de phytoplancton, les variations phénotypiques intraspécifiques observées dans les traits chez le copépode ont été expliquées principalement par le lien entre les variables sensibles aux changements climatiques et la composition en phytoplancton dans les différents étangs. Une analyse des acides gras des groupes de phytoplancton permettrait de faire le lien direct entre la diète du zooplancton et sa composition en acides gras essentiels. D'autre part, l'analyse de la composition en acides gras chez *Salvelinus fontinalis* permettrait d'approfondir la question des conséquences des VIT sur tous les niveaux trophiques. En effet, étant

donné que les plus gros copépodes *L.minutus* supportaient un plus grand pourcentage de PUFA, il serait intéressant de savoir si cela peut être transféré aux niveaux trophiques supérieurs. En analysant la composition d'acides gras essentiels chez *Salvelinus fontinalis* habitant les différents étangs à l'étude, il serait possible d'observer les conséquences potentielles de la variation dans les acides gras essentiels du zooplancton sur, par exemple, la croissance et la fécondité de ce prédateur. Donc, de futures études combinant les analyses d'acides chez le phytoplancton et les poissons à celle du zooplancton permettraient d'avoir une perspective incluant l'écosystème entier en lien avec les variations phénotypiques intraspécifiques d'un consommateur intermédiaire du réseau trophique aquatique. De plus, les études observant les conséquences des VIT du zooplancton sur les différents niveaux trophiques se démarqueraient, car la plupart des recherches sur les VIT en milieux aquatiques se sont concentrées sur les variations phénotypiques chez les prédateurs (poissons) et leurs conséquences sur les niveaux trophiques inférieurs (zooplancton) (Post et al. 2008; Walsh et Post 2011; Ingram et al. 2011; Howeth et al. 2013) et plutôt rarement l'inverse.

Par ailleurs, des études complémentaires à celle-ci pourraient s'attarder aux mécanismes sous-entendant les variations intraspécifiques phénotypiques observées chez l'espèce de copépode. En effet, selon quelques études, la variation intraspécifique de trait peut être généralement d'origine stochastique (Fox et Kendall 2002), plastique (West-Eberhard 2003) ou génétique (Doebeli, 1996). S'attarder à ces mécanismes semble d'autant plus important dans un contexte de changements climatiques. Effectivement, face à des modifications dans les patrons de température, les organismes peuvent subir différentes pressions de sélection (Walther et al. 2002; Parmesan 2006). Cependant, il est pourtant incertain si sous une telle pression, les organismes doivent évoluer, recourir à des changements plastiques de trait ou opter pour une combinaison

des deux, afin de gérer et remédier à ces perturbations (Gardner et al. 2011; Hoffman et Srgo 2011; Merilä 2012; Merilä et Hendry 2014). Cette étude complémentaire représenterait un avancé quant à l'étude des mécanismes à la base des variations intraspécifiques de trait. En effet, selon Stoks et al. (2013), il existe peu de démonstration robuste de la détermination de l'origine des modifications phénotypiques induites par les changements climatiques chez les invertébrés aquatiques. Parmi les études existantes, la plupart indiquent que les mécanismes seraient d'origine plastique (Gienapp et al. 2008; Merilä 2012), et cela, bien que ceux-ci pourraient être énergiquement très coûteux à long terme (Seebacher et al. 2005). Ainsi, selon Stoks et al. (2013), il y a un besoin de tester les types de mécanismes sous-entendant les variations intraspécifiques de trait chez les invertébrés aquatiques, mais plus particulièrement ceux d'origine génétique. De ce fait, de futures recherches complémentaires à celle-ci pourraient opter pour l'utilisation de méthodes, encore sous-exploitées, permettant d'inférer les mécanismes génétiques des variations phénotypiques du zooplancton en lien avec les changements climatiques, comme la comparaison de prédictions de modèles d'évolution multivariés et l'approche de la génétique moléculaire (Stoks et al. 2013). Ces méthodes seraient d'autant plus adéquates pour des études complémentaires, étant donné qu'elles doivent préférablement être combinées à des recherches montrant des changements dans la taille corporelle chez les organismes et cela dans les milieux naturels (Stoks et al. 2013).

Bref, de futures études complémentaires à celle-ci pourraient combiner des analyses d'acides gras chez phytoplancton et chez *Salvelinus fontinalis* à celles du zooplancton, afin de déterminer plus particulièrement les conséquences des variations phénotypiques intraspécifiques de la taille du zooplancton ainsi que de sa composition en acides gras sur les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs. De plus, d'autres

recherches pourraient s'attarder à l'origine des mécanismes évolutionnaires sous-tendant les variations phénotypiques chez les invertébrés aquatiques dans un contexte de changements climatiques.

APPENDICE A

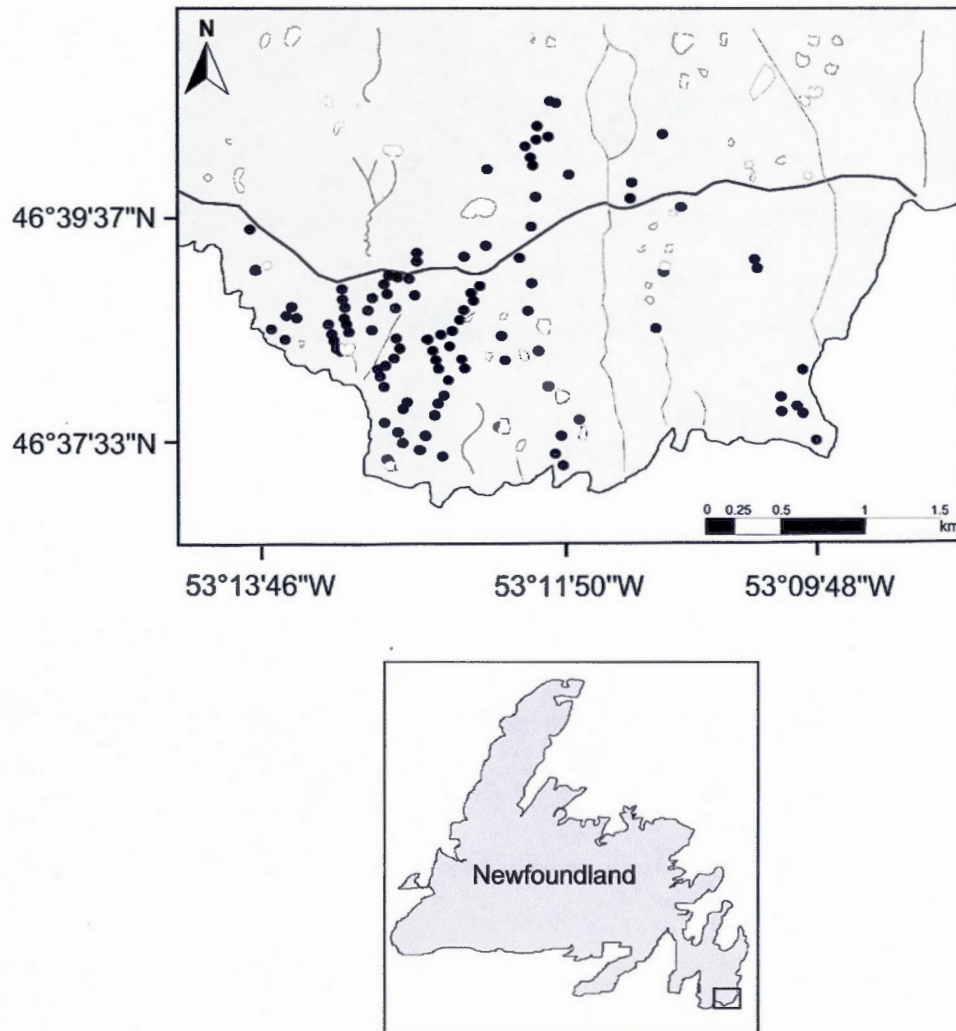


Figure A.1 Sampling location during summer 2013 of the 44 of 103 study ponds at Cape Race, Newfoundland, Canada.

APPENDICE B

Table B.1 Abbreviation and structure of measured fatty acid group

Abbreviation	Full name	Structure
PUFA	Polyunsaturated fatty acid	C18:2n6t, C18:2n6c, C18:3n6c, C18:3n3, C20:2n6c, C20:3n6c, C20:4n6, C20:5n3c, C22:2n6c, C22:6n3c, C18:4n3

Associated methods:

Final fatty acid methyl esters (FAMES, C14-C24) were identified at the Université du Québec à Chicoutimi (Chicoutimi, QC) using a gas chromatograph (7890A, Agilent) and a mass spectrometer (5975C, Agilent) equipped with a triple-axis detector. An Agilent DB2 (60 m, 25mm i.d., 0.15µm film thickness) was utilized for FAME separation. Fatty acid compositions were calculated using an intern standard, C19:0 (nonadecanoic acid). Fatty acids were converted into a percentage of fatty acid group via this equation: % FA= (Functional group)/(Total FAME) ×100 where the function group and the total FAME are in µg FAME• µg dry weight⁻¹.

APPENDICE C

Table C.2 List of phytoplankton species categorized according to major taxon.

Phytoplankton's group	Species
Green algae	<i>Ankistrodesmus</i> , <i>Quadrigula</i> , <i>Sphaerocystis</i> , <i>Oocystis</i> , <i>Coccomyxa</i> , <i>Gloeotila</i> , <i>Chlamydomonas</i> , <i>Crucigenia</i> , <i>Scenedesmus</i> , <i>Tetrastrum</i> , <i>Closterium</i> , <i>Cosmarium</i> , <i>Euastrum</i> , <i>Gonatozygon</i> , <i>Haplotaenium</i> , <i>Scourfieldia</i> , <i>Botryococcus</i> , <i>Pediastrum</i> , <i>Spondylosium</i> , <i>Staurastrum</i> , <i>Stauroidesmus</i> , <i>Xanthidium</i> , <i>Elakatothrix</i> , <i>Mougeotia</i>
Chrysophyte	<i>Bitrichia</i> , <i>Chromulina</i> / <i>Ochromonas</i> , <i>Dinobryon</i> , <i>Epipyxis</i> , <i>Mallomonas</i> , <i>Synura</i>
Cryptophyte	<i>Chroomonas</i> , <i>Cryptomonas</i> / <i>Campylomonas</i> , <i>Rhodomonas</i>
Euglenoids	<i>Euglena</i> , <i>Phacus</i> , <i>Trachelomonas</i>
Dinoflagellate	<i>Gymnodinium</i> , <i>Peridinium</i> , <i>Oodinium</i>
Cyanobacteria	<i>Coelomoron</i> , <i>Merismopedia</i> , <i>Chroococcus</i> , <i>Woronichinia</i> , <i>Microcystis</i> , <i>Pseudanabaena</i> , <i>Planktolyngbya</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Limnothrix</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Dolichospermum</i> , <i>Aphanothece</i> , <i>Gloeothece</i> , <i>Rhabdoderma</i> , <i>Achnantheidium</i> , <i>Actinella</i> , <i>Anomoeoneis</i> , <i>Asterionella</i> , <i>Aulacoseira</i> , <i>Cymbelle</i> / <i>Encyonema</i> , <i>Diploneis</i> , <i>Eunotia</i> ,
Diatom	<i>Fragilaria</i> , <i>Surirella</i> , <i>Tabellaria</i> , <i>Frustulia</i> , <i>Gyrosigma</i> , <i>Navicula</i> , <i>Nitzschia</i> , <i>Pinnularia</i> , <i>Mesodinium</i> ,
Others	<i>Batrachospermum</i>

Associated methods:

Phytoplankton were identified to genus level following U.S. EPA (2012), with an inverted microscope (Olympus 1X71) at 400x-600x magnification in a 10ml Utermöhl sedimentation chamber. A minimum of 400 natural algal units were identified using Wehr and Sheath (2003). Cell dimensions were measured 10 times for each algal group via a camera-mounted microscope and converted to biovolume (Hillebrand et al. 1999). Biovolume of phytoplankton genera (mg m^{-3}) were pooled according to major groups.

Literature cited:

- Hillebrand, H., C.D. Dürselen, D. Kirshtel, U. Pollingher, and T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35:403-424.
- Wehr, J. D., and R. G. Sheath. 2003. *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Academic Press. San Diego, USA.

APPENDICE D

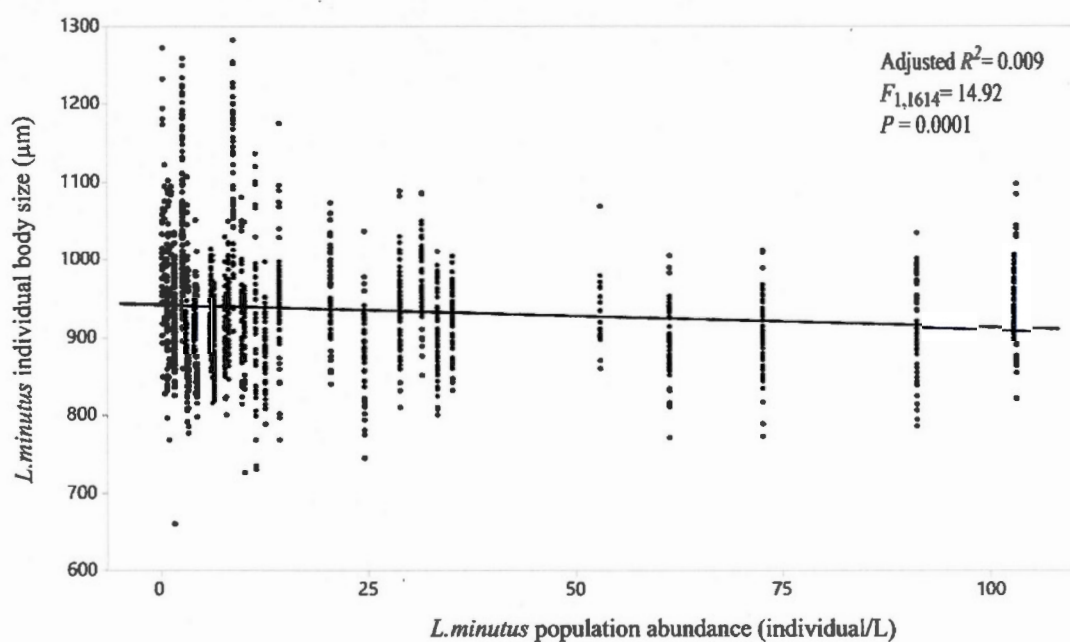


Figure D.1 Simple linear regression showing the relationship between the *Leptodiatomus minutus* population abundance (individual/L) and *L.minutus* individual body size at maturity (μm).

RÉFÉRENCES

- Adrian, R., C. M. O'Reilly, H. Zagarese, S.B. Baines, D.O. Hessen, W. Keller, D.M. Livingstone, R. Sommaruga, D. Straile, E. Van Donk, G.A. Weyhenmeyer, and M. Winder. 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54:2283–2297.
- Ahlgren, G., I.B. Gustafsson, and M. Boberg. 1992. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology* 28: 37-50.
- Albert, C.H., F. Grassein, F.M. Schurr, G. Vieilledent and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 217-225.
- Arts, M.T., M.T. Brett, and M. J. Kainz. 2009. *Lipids in Aquatic Ecosystems*, Springer Science and Business Media. New York, USA.
- Ask, J., J. Karlsson, and M. Jansson. 2012. Net ecosystem production in clear-water and brown-water lakes. *Global Biogeochemical Cycles*. 26:1-7.
- Balcer, M. D., N. L. Korda, and S. I. Dodson. 1984. *Zooplankton of the Great Lakes: a guide to the identification and ecology of the most common crustacean species*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Bassar, R.D., M.C. Marshall, A. Lopez-Sepulcre, E. Zandonà, S.K. Auer, J. Travis, C.M. Pringle, A.S. Flecker, S.A. Thomas, D.F. Fraser and D.N. Reznick. 2010. Local adaptation in Trinidadian guppies alter ecosystem processes. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences of the United States of America 107:3616-3621.

- Beisner, B.E., E. McCauley and F.J. Wrona. 1997. The influence of temperature and food chain length on plankton predator-prey dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:586-595.
- Bell, G. 2010. Fluctuating selection: the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Transactions of the Royal Society B* 365: 87-97.
- Bolnick, D. L., P. Amarasekare, M. S. Araujo, Bürger R., Levine J. M., M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 26:183-192.
- Bourdier, G., and C.A. Amblard. 1989. Lipids in *Acanthodiaptomus denticornis* during starvation and fed on three different algae. *Journal of Plankton Research* 11:1201-1212.
- Bozhurt, A., and M.F. Can. 2014. Seasonal variations in body length and fecundity of 2 copepod species: *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) and *Eudiaptomus direschi* (Poppe Mrazek, 1895). *Turkish Journal of Zoology* 38:222-228.
- Brett, M.T., and D.C. Müller-Navarra. 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology* 38:483-499.
- Brett, M.T., M.J. Kainz, S.J. Taipale, and H. Seshan. 2009. Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:21197-21201.
- Brooks, J.L., and S.I. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150:28-35.

- Brown, J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage, and G.B. West. 2004. Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771-1789.
- Burns, C.W., M.T. Brett and M. Schallenberg. 2011. A comparison of the trophic transfer of fatty acids in freshwater plankton by cladocerans and calanoid copepods. *Freshwater Biology* 56: 889-903.
- Campbell, R.G, M.M. Wagner, G.J. Teegarden, C.A. Boudreau and E.G. Durbin. 2001. Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series* 221:161-183.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchell, J.R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J. Elser, M.M. Elser, D.M. Lodge, D. Kretchmer, X. He and C.N. von Ende. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68:1863-1876
- Carter, J.C.H., Sprules, W.G., Dadswell, M.J., and Roff, J.C. 1983. Factors governing geographical variation in body size of *Diaptomus minutus* (Copepoda, Calanoida). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40:1303-1307.
- Chen, C.Y., and C.L. Folt. 2002. Ecophysiological responses to warming events by two sympatric zooplankton species. *Journal of Plankton Research* 24:579-589.
- Chen, M., H. Liu and B. Chen. 2012. Effects of dietary essential fatty acids on reproduction rates of a subtropical calanoid copepod, *Acartia erythraea*. *Marine Ecology Progress Series* 455:95-110.
- Cole, J.J., S.R. Carpenter, M.L. Page, M.C. Van de Bogart, J.L. Kitchell and J.R. Hodgson. 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters* 9:558-568.
- Cuthbert, I. D., and P. del Giorgio. 1992. Toward a standard method of measuring color in fresh-water. *Limnology and Oceanography* 37:1319-1326.

- Daufresne, M., K. Lengfellner, and U. Sommer. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:12788-12793.
- De Meester, L., S. Declerck, R. Stoks, G. Louette, F. Van de Meutter, T. De Bie, E. Michels, and L. Brendonck. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15:715-725.
- Derry, A.M., A.M. Kestrup and A.P. Hendry. 2013. Possible influences of plasticity and genetic/maternal effects on species coexistence: native *Gammarus fasciatus* facing exotic amphipods. *Functional Ecology* 27: 1212-1223.
- Doebeli, M. 1996. Quantitative genetics and population dynamics. *Evolution* 50: 532-546.
- Dray, S., P. Legendre, and G. Blanchet. 2011. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r100.
- Duffy, M.A. 2010. Ecological consequences of intraspecific variation in lake *Daphnia*. *Freshwater Biology* 55:995-1004.
- Engert, A., S. Chakrabarti, N. Saul, M. Bittner, R. Menzel and C. E.W. Steinberg. 2013. Interaction of temperature and an environmental stressor: *Moina macrocopa* responds with increased body size, increased lifespan, and increased offspring numbers slightly above its temperature optimum. *Chemosphere* 90: 2136-2141.
- Evjemo, J.O., N. Tokle, O. Vadstein and Y. Olsen. 2008. Effect of essential dietary fatty acids on egg production and hatching success of the marine copepod *Temora longicornis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 365:31-37.

- Faithfull, C., M. Huss, T. Vrede, J. Karlsson and A.K. Bergström. 2012. Transfer of bacterial production based on labile carbon to higher trophic levels in an oligotrophic pelagic system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69:85–93.
- Farkas, T. and S. Herodek. 1964. The effect of environmental temperature on the fatty acid composition of crustacean plankton. *Journal of Lipid Research* 5:369–373.
- Farkas, T. 1979. Adaptation of fatty acid compositions to temperature – a study on planktonic crustaceans. *Comparative Biochemistry and Physiology* 64:71–76.
- Fox, G.A. and B.E. Kendall. 2002. Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology* 83:1928–1934.
- Fuschino, J.R., I.A. Guschina, G. Dobson, N.D. Yan, J.L. Harwood, and M.T. Arst. 2011. Rising water temperature alter lipid dynamics and reduce N-3 essential fatty acid concentrations in *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyta). *Journal of Phycology* 47:763–774.
- Galloway, A.W.E., S. J. Taipale, M. Hiltunen, E. Peltomaa, U. Strandberg, M.T. Brett, and P. Kankaala. 2014. Diet-specific biomarkers show that high-quality phytoplankton fuels herbivorous zooplankton in large boreal lakes. *Freshwater Biology* 59:1902–1915.
- Gardner, J.L., A. Peters, M. Kearney, L. Joseph, and R. Heinsohn. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology and Evolution* 26:285–291.
- Giebelhausen, B. and W. Lampert. 2001. Temperature reaction norms of *Daphnia magna*: the effect of food concentration. *Freshwater Biology* 46: 281–289.

- Gienapp, P., C. Teplitsky, J.S. Alho, J.A. Mills, and J. Merilä. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17:167–178.
- Gillooly, J.F., J.H. Brown, G.B. West, V.M. Savage, and E.L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248–2251.
- Gladyshev, M.I., V.P. Semenchenko, O.P. Dubovskaya, E.B. Fefilova, O.N. Makhutova, Z.F. Buseva, N.N. Sushchik, V.I. Razlutskiy, E.V. Lepskaya, M.A. Baturina, G.S. Kalachova, and O.N. Kononova. 2011. Effect of temperature on contents of essential highly unsaturated fatty acids in freshwater zooplankton. *Limnologica* 41:339–347.
- Gophen, M. 1976a. Temperature dependence of food intake, ammonia excretion and respiration in *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) (Lake Kinneret, Israel). *Freshwater Biology* 6: 451–455.
- Grace, J. B. 2006. Structural equation modeling and natural systems. Cambridge University Press. New York, USA
- Graham, M.D., and R.D. Vinebrooke. 2009. Extreme weather events alter planktonic communities in boreal lakes. *Limnology and Oceanography* 54:2481–2492.
- Gryllström, M., L.-A. Nansson, E. Jeppesen, F. Garcia-criado, E. Gross, K. Irvine, T. Kairesalo, R. Kornijow, M.R. miracle, M. Nykänen, T. Noges, S. Romo, D. Stephen, E. Van donk and B. Moss. 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnological Oceanography* 50:2008–2021.
- Guisande, C., I. Riveiro and I. Maneiro. 2000. Comparisons among the amino acid composition of females, eggs and food to determine the relative importance of

food quantity and food quality to copepod reproduction. *Marine Ecology Process Series* 202:135-142.

Gutseit, K., O. Berglund, and W. Graneli. 2007. Essential fatty acids and phosphorus in seston from lakes with contrasting terrestrial dissolved organic carbon content. *Freshwater Biology* 52:28-38.

Harmon, L.J., B. Matthews, S. Des Roches, J.M. Chase, J.B. Shurin and D. Schluter. 2009. Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. *Nature*, vol. 458, p. 1167-1170.

Harrault, L., B. Allard, J. Mériquet, D. Carmignac, S. Huon, B. Gauzens and G. Lacroix. 2014. Bottom-up effects of lake sediment on pelagic food-web compartments: a mesocosm study. *Freshwater Biology* 59:1695-1709.

Hart, R.C., and E.A. Byckek. 2011. Body size in freshwater planktonic crustaceans: an overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. *Hydrobiologia* 668:61-108.

Hassan, R., R. Scholes et N. Ash, 2005. Millennium Ecosystem assessment, Ecosystem and human well-being: current state and trends, vol. 1, Island press, Washington, DC, 47p.

Havens, K.E., R.M. Pinto-Coelho, M. Beklioglu, and others. 2015. Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. *Hydrobiologia* 743:27-35.

Hazel, J.R. 1995. Thermal adaptation in biological membranes—is homeoviscous adaptation the explanation? *Annual Review of Physiology* 57:19–42.

- Heissenberger, M., J. Watzke, and M.J. Kainz. 2010. Effect of nutrition on fatty acid profiles of riverine, lacustrine and aquaculture-raised salmonids of pre-alpine habitats. *Hydrobiologia* 650:243–254.
- Hendry, A.P., D.I. Bolnick, D. Berner and C.L. Peichel. 2009. Along the speciation continuum in sticklebacks. *Journal of Fish Biology* 75:2000-2036.
- Hoffman, A.A. and C.M. Sgro. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479–485.
- Howeth, J.G., J.J. Weis, J. Brodersen, E.C. Hatton and D.M. Post. 2013. Intraspecific phenotypic variation in a fish predator affects multitrophic lake metacommunity structure. *Ecology and Evolution* 3:5031-5044.
- Hughes, A. R., B.D. Inouye, M.T.J. Johnson, N. Underwood and M. Vellend. 2008. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* 11: 609–23.
- Hutchings, J.A. 1993. Adaptive life histories effected by age-specific survival and growth rate. *Ecology* 74:673-684.
- Ingram, T., R. Svanbäck, N.J.B. Kraft, P. Kratina, L. Southcott and D. Schluter. 2011. Intraguild predation drives evolutionary niche shift in threespine stickleback. *Evolution* 66:1819-1832.
- IPPC. 2014. Climate change 2014: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press.
- Jamieson, C. and C. Burns. 1988. The effects of temperature and food on copepodite development, growth and reproduction in three species of *Boeckella* (Copepoda; Calanoida). *Hydrobiologia* 164: 235-257.

- Jansson, M., L. Persson, A.M. De Roos, R.I. Jones, and L.J. Tranvik. 2007. Terrestrial carbon and intraspecific size-variation shape lake ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 22:316-322.
- Jeppesen, E., M. Meerhoff, T.A. Davidson, D. Trolle, M. Sondergaard, T.L. Lauridsen, M. Beklioglu, S. Brucet, and others. 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Limnology and Oceanography* 73:88-111.
- Jöhnk, K.D., J. Huismn, J. Sharples, B. Sommeijer, P.M. Visser and J.M. Stroom. 2008. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global change Biology* 14: 495-512.
- Jones, C.G., J.H. Lawton and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann and S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134-1140.
- Kainz, M., M.T. Arts and A. Mazumder. 2004. Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnological Oceanography* 49:1784-1793.
- Karlsson, J., D. Lymer, K. Vrede and M. Jansson. 2007. Differences in efficiency of carbon transfer from dissolved organic carbon to two zooplankton groups: an enclosure experiment in an oligotrophic lake. *Aquatic Sciences* 69: 108-114.
- Kelly, P.T., C.T. Solomon, B.C. Weidel, and S.E. Jones. 2014. Terrestrial carbon is a resource, but not a subsidy, for lake zooplankton. *Ecology* 95:1236-1242.

- Klimaszyk, P. and N. Kuczynska-Kippen. 2006. Peat-bog pool (Wielkopolski National Park) as a habitat of specific communities of zooplankton, *Acta Agrophysica* 7:375-381.
- Korosi, J.B., A.M. Paterson, A.M. Desellas and J.P. Smol. 2008. Linking mean body size of pelagic Cladocera to environmental variables in Precambrian Shield lakes: A paleolimnological approach. *Journal of Limnology* 67: 22-34.
- Koski, M., and H. Kuosa. 1999. The effect of temperature, food concentration and female size on the egg production on the planktonic copepod *Acartia biflosa*. *Journal of Plankton Research* 21:1779-1789.
- Lacoste, A., S.A. Poulet, A. Cueff, G. Kattner, A. Ianora and M. Laabir. 2001. New evidence of the copepod maternal food effects on reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 259:85-107.
- Landry, L., W.F. Vincent and L. Bernatchez. 2007. Parallel evolution of lake whitefish dwarf ecotypes in association with limnological features of their adaptive landscape. *Journal of Evolutionary Biology* 20:917-984.
- Lankau, R.A. 2009. Genetic variation promotes long-term coexistence of *Brassica nigra* and its competitors. *American Naturalist* 174:E40-E53.
- Larsen, S., T. O. M. Andersen, and D. O. Hessen. 2011. Climate change predicted to cause severe increase of organic carbon in lakes. *Global Change Biology* 17:1186-1192.
- Larson, D.J., Y. Alaire, and R.E. Roughley. 2000. Predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae) of the Nearctic region. NRC Research Press. Ottawa, Canada.

- Lau, D.C.P., T. Vrede, J. Pickova and W. Goedkoop. 2012. Fatty acid composition of consumers in boreal lakes-variation across species, space and time. *Freshwater Biology* 27: 24-38.
- Lee, H.-W., S. Ban, T. Ikeda and T. Matsuishi. 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research* 25:267-271.
- Legendre, P., and L. Legendre. 2012. Numerical ecology. Elsevier. Oxford, UK.
- Lennon, J. T., and L. E. Pfaff. 2005. Source and supply of terrestrial organic matter affects aquatic microbial metabolism. *Aquatic Microbial Ecology* 39:107–119.
- Lloyd-Smith, J.O., S.J. Schreiber, P.E. Kopp and W.M. Getz. 2005. Superspreading and the impact of individual variation on disease emergence. *Nature* 438 :355-359.
- Lonsdale, D.J. and J.S. Levinton. 1985. Latitudinal differentiation in copepod growth: an adaptation to temperature. *Ecology* 66: 1397-1407.
- Lundsgaard-Hansen, B, B. Matthews, P. Vonlanthen, A. Taverna and O. Seehausen. 2013. Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus spp.*). *Journal of Evolutionary Biology* 26:483-498.
- Maazouzi, C., G. Masson, M.S. Izquierdo and J.-C. Pihan, 2008. Midsummer heat wave effects on lacustrine plankton: Variation of assemblage structure and fatty acid composition. *Journal of Thermal Biology* 33:287–296.
- Magnuson, J.J and 13 coauthors. 2000. Historical trends in lake and river ice cover in the northern hemisphere. *Science* 289:1743-1746.

- Mallory, M. L., P. J. Blancher, P. J. Weatherhead and D. K. McNicol. 1994. Presence or absence of fish as a cue to macroinvertebrate abundance in boreal wetlands. *Hydrobiologia* 280: 345–351.
- Maly, E. J. 1983. Some further observations on diaptomid body size and clutch size relationships. *Limnology and Oceanography* 28:148-152.
- Masclaux, H., A. Bec, M.J. Kainz, F. Perrière, C. Desvillettes, and G. Bourdier. 2012. Accumulation of polyunsaturated fatty acids by cladocerans: effects of taxonomy, temperature and food. *Freshwater Biology* 57:696-703.
- Matthews, B. A. Narwani, S. Hausch, E. Nonaka, H. Peter, M. Yamamichi, K.E. Sullam, K.C. Bird, and others. 2011. Toward an integration of evolutionary biology and ecosystem science. *Ecology Letters* 14:690-701.
- McCauley, E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In: J.A. Downing, and F.H. Rigler [eds.], *A manual on methods for the assessment of secondary production in freshwaters*, 2nd ed. Springer Science and Business Media, New York, USA.
- McKee, D. and D. Ebert. 1996. The interactive effects of temperature, food level and maternal phenotype on offspring size in *Daphnia magna*. *Oecologia* 107:189-196.
- McKee, D., D. Atkinson, S. Collings, J. Eaton, I. Harvey, T. Heyes, K. Hatton, D. Wilson and B. Moss. 2002. Macro-zooplankter responses to simulated climate warming in experimental freshwater microcosms. *Freshwater Biology* 47:1557–1570.
- Merilä, J. 2012. Evolution in response to climate change: In pursuit of the missing evidence. *Bioessays* 34: 811-818.

- Merilä, J. and A.P. Hendry. 2014. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications* 7:1-14.
- Messier, J., B.J. McGill and M.J. Lechowicz. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838-848.
- Moore, M. and C. Folt. 1993. Zooplankton body size and community structure: effects of thermal and toxicant stress. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 178-182.
- Moore, M.V., C.L. Folt, and R.S. Stemberger. 1996. Consequences of elevated temperature for zooplankton assemblages in temperate lakes. *Archiv Hydrobiologie* 135: 289-319.
- Moss, B., D. McKee, D. Atkinson, S.E. Collings, J.W. Eaton, A.B. Gill, I. Harvey, K. Hatton, T. Heyes and D. Wilson. 2003. How important is climate ? Effects of warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. *Journal of Applied Ecology* 40:782-792.
- Okuyama, T. 2008. Individual behavioral variation in predator-prey models. *Ecological Research* 23: 665-671.
- Paerl, H.W., and J. Huisman. 2008. Blooms like it hot. *Science* 320: 57-58.
- Paerl, H.W. and T.G. Otten. 2012. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology* 65: 995-1010.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- Palkovacs, E.P., B.A. Wasserman and M.T. Kinnison. 2011. Eco-evolutionary trophic dynamics: loss of top predators drives trophic evolution and ecology of prey. *PLoS One* 6:1-8.

- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637–669.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body-size. Cambridge University Press, 329 p.
- Poff, N.L., M.M. Brinson and J.W. Day. 2002. Aquatic ecosystems and global climate change. Potential impacts on inland freshwater and coastal wetland ecosystems in the United States. Report 1-44, Pew Center on Global Climate Change, Arlington, VA.
- Post, D.M. and E.P. Palkovacs. 2009. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 364:1629–1640.
- Post, D.M., E.P. Palkovacs, E.G. Schielke and S.I. Dodson. 2008. Intraspecific phenotypic variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology* 89:2019–2032.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation, for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rasmussen, J. B. and J. Kalff. 1987. Empirical models for zoobenthic biomass in lakes. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences* 44: 990–1001.
- Rautio, M. and W.F. Vincent. 2006. Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds. *Freshwater Biology* 51: 1038–1052.
- Reznick, D. and J.A. Endler. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, p.160–177.

- Richardson, A. J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *Journal of Marine Science* 65:279-295.
- Robidoux, M., P. Del Giorgio, and A.M. Derry. 2015. Effects of humic stress on the zooplankton from clear and DOC-rich lakes. *Freshwater Biology* doi:10.1111/fwb.12560.
- Salonen, K., P. Kankaala, T. Tulongen, T. Hammar, M. James, T.R. Metsälä and L. Arvola. 1992. Planktonic food chains of a highly humic lake. II. A mesocosm experiment in summer during dominance of heterotrophic processes. *Hydrobiologia* 229:143–157.
- Savage, V.M., J.F. Gillooly, J.H. Brown, G.B. West and E.L. Charnov. 2004. Effects of body size and temperature on population growth. *American Naturalist* 163: 429–441.
- Schindler, D.E., R.A. Knapp, and P.R. Leavitt. 2001. Alternation of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions into mountain lakes. *Ecosystems* 4:308-321.
- Schindler, D.W., S.E. Bayley et B.R. Parker. 1996. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Limnological Oceanography* 41:1004-1017.
- Schlechtriem, C, M.T. Arts and I.D. Zellmer. 2006. Effect of temperature on the fatty acid composition and temporal trajectories of fatty acids in fasting *Daphnia pulex* (Crustacea, Cladocera). *Lipids* vol.41:397–400.
- Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford, 296 p.

- Schluter, D. and J.D. McPhail.1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *American Naturalist* 140:82-108.
- Schmitz, O. J. and K.B. Suttle.2001. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. *Ecology* 82: 2072-2081.
- Schoener, T.W. 2011. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* 311:426-429.
- Sebastian, P., H. Stibor, S. Berger, and S. Diehl. 2012. Effects of water temperature and mixed layer depth on zooplankton body size. *Marine Biology* 159:2431-2440.
- Seebacher, F., W. Davison, C. J. Lower, and C. E. Franklin. 2005. A falsification of the thermal specialization paradigm: compensation for elevated temperatures in Antarctic fishes. *Biology Letters* 1:151-154.
- Sekino, T., M. Nakanishi, Y. Ishina, Y. Isomura, S. Tsuge, H. Ohtani, and K. Kimoto. 1997. Inter- and intra-specific differences in fatty acid composition of freshwater crustacean zooplankton. *Freshwater Biology* 38:611-618.
- Sherratt, T.N. and A.D. MacDougal.1994. Some population consequences of variation in preference among individual predators. *Biological Journal of the Linnean Society* 55:93-107.
- Shurin, J.B., J.L. Clasen, H.S. Greig, P. Kratina, and P.L. Thompson. 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357:3008-3017.
- Stoks, R., A.N. Geerts and L. De Meester. 2014. Evolutionary and plastic responses of freshwater invertebrates to climate change: realized patterns and future potential. *Evolutionary Applications* 7:42-55.

- Strecker, A.L., T.P. Cobb and R.D. Vinebrooke. 2004. Effects of experimental greenhouse warming on phytoplankton and zooplankton communities in fishless alpine ponds. *Limnological Oceanography* 49:1182-1190.
- Suhett, A. L., C. E. W. Steinberg, J. M. Santangelo, R. L. Bozelli and V. F. Farjalla. 2011. Natural dissolved humic substances increase the lifespan and promote transgenerational resistance to salt stress in the cladoceran *Moina macrocopa*. *Environmental Science and Pollution Research* 18:1004-1014.
- Svensson, J.-E. 1995. Predation risk increases with clutch size in a copepod. *Functional Ecology* 9:774-777
- Taipale, S., M.T. Brett, M.W. Hahn, D. Martin-Creuzburg, S. Yeung, M. Hiltunen, U. Strandberg and P.Kankaala. 2014. Differing *Daphnia magna* assimilation efficiencies for terrestrial, bacterial, and algal carbon and fatty acids. *Ecology* 95: 563–573.
- Tarconai, C.2006. The effect of climate change on carbon in Canadian peatlands. *Global and Planetary Change* 53: 222-232.
- Thorp, J.H., and A.P. Covich. 2010. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates California: Academic press, 1021 p.
- U.S. EPA. 2012. 2012 National Lakes Assessment. Laboratory Operations Manual. EPA-841-B-11-004. U.S. Environmental Protection Agency.
- Vadadi-Fülöp, C., C. Sipkay, G. Mészáros, and L. Hufnagel. 2012. Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? *Aquatic Ecology* 16:501-519.
- Van den Meersche, K., P. Van Rijswijk, K. Soetaert and J.J. Middelburg. 2009. Autochthonous and allochthonous contribution to mesozooplankton diet in a

- tidal river and estuary: integrating carbon isotope and fatty acid constraints. *Limnology and Oceanography* 54: 62-74.
- Van Doorslaer, W., R. Stoks, I. Swillen, H. Feuchtmayr, D. Atkinson, B. Moss and L. De Meester. 2010. Experimental thermal microevolution in community-embedded *Daphnia* populations. *Climate Research* 43:81-89.
- Vellend, M. 2006. The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* 87:304-311.
- Vindenes, Y., S. Engen and B-E. Saether. 2008. Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *American Naturalist* 171:455-467.
- Walsh, M.R. and D.M. Post. 2011. Interpopulation variation in a fish predator drives evolutionary divergence in prey in lakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 278:2628-2637.
- Walther, G.R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, J.C. Beebee, J.M. Frometin, O. Hoegh-guldberg and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Weetman, D. and D. Atkinson. 2004. Evaluation of alternative hypotheses to explain temperature-induced life history shifts in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research* 26:107-116.
- Weis, J.J. and D.M. Post. 2013. Intraspecific variation in a predator drives cascading variation in primary producer community composition. *Oikos* 122: 1343-1349.
- Wenzel, A., A-K. Bergström, M. Jansson, and T. Vrede. 2012. Survival, growth and reproduction of *Daphnia galeata* feeding on single and mixed *Pseudomonas* and *Rhodomonas* diets. *Freshwater Biology* 57:835-846.

- Wetzel, R.G. 2001. Chapter 13: the phosphorus cycle. In: *Limnology* (3rd Ed.): Lake and River Ecosystems. pp.239-286. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Whitham, T.G., J.K. Bailey, J.A. Schweitzer, S.M. Shuster, R.K. Bangert, C.J. LeRoy, E.V. Lonsdorf, G.J. Allan, S.P. DiFazio, B.M. Potts, D.G. Fischer, C.A. Gehring, R.L. Lindroth, J.C. Marks, S.C. Hart, G.M. Wimp and S.C. Wolley. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7: 510-523.
- Winder, M., D.E. Schindler, T.E. Essington, and A.H. Litt. 2009. Disrupted seasonal clockwork in the population dynamics of a freshwater copepod by climate warming. *Limnology and Oceanography* 54:2493-2505.
- Winfield, I. J., and C.R. Townsend. 1983. The cost of copepod reproduction: increased susceptibility to fish predation. *Oecologia* 60:406-411.
- Wissel, B., W.J. Boeing, and C.W. Ramcharan. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography* 48:1965-1976.
- Woodward, I. O. and R. W. G. White. 1981. Effects of temperature and food on the fecundity and egg development rates of *Boeckella symmetrica* Sars (Copepoda: Calanoida). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 32:997-1002.
- Yan, N.D., K.M. Somers, R.E. Girard, A.M. Paterson, W. Keller, C.W. Ramcharan, J.A. Rusak, R. Ingram, G.E. Morgan, and J.M. Gunn. 2008. Long-term trends in zooplankton of Dorset, Ontario lakes: The probable interactive effects of changes in pH, total phosphorus, dissolved organic carbon and predators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:862-877.

- Zaret, T.M. 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, p. 187.
- Zarubin, M., V. Farstey, A. Wold, S. Falk-Peterson, and A. Genin. 2014. Intraspecific differences in lipid content of calanoid copepods across fine-scale depth ranges within the photic layer. PLoS One. 9:1-10.
- Zhang, J., J. Hudson, R. Neal, and others. 2010. Long-term patterns of dissolved organic carbon in lakes across eastern Canada: Evidence of a pronounced climate effect. Limnology and Oceanography 55:30-42.
- Zollner, E., H. G. Hoppe, U. Sommer, and K. Jurgens. 2009. Effect of zooplankton-mediated trophic cascades on marine microbial food web components (bacteria, nanoflagellates, ciliates). Limnology and Oceanography 54:262-275.